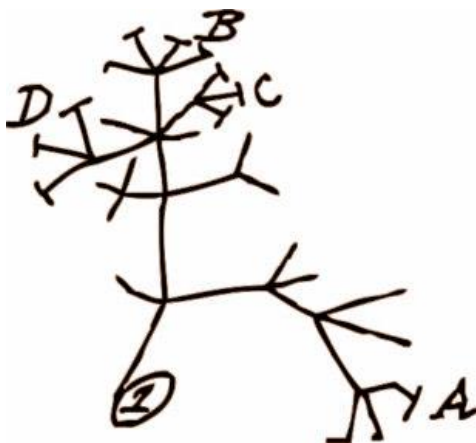




FACULTAD DE CIENCIAS  
**NATURALES**  
E INSTITUTO MIGUEL LILLO  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN

Tesis realizada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas Universidad Nacional de  
Tucumán

“MORFOLOGÍA DE LOS ÓRGANOS COPULADORES MÚSCULOS Y NERVIOS  
ASOCIADOS EN REPTILES DE LA FAMILIA LIOLAEMIDAE. IMPLICANCIAS  
FILOGENÉTICAS Y EVOLUCIÓN”



QUIPILDOR ANGEL MATIAS  
2018

Director: Dr. Fernando Lobo  
Director Asociado: Dra. Virginia Abdala  
Comisión de Supervisión: Dra. Florencia Vera Candioti y Dr. Cristian Abdala.  
Tribunal evaluador: Dr. David Flores, Dr. Ricardo Montero, Dr. Sebastián Barrionuevo.

*Si los ladrillos no están bien hechos,*

*Las paredes se caen.*

*Lo que estoy construyendo aquí es una*

*Pared enorme,*

*Por lo que necesito montones de ladrillos.*

*Por suerte conozco a muchos que los*

*Fabrican,*

*Así como a toda clase de personas útiles.*

*Mi agradecimiento para esas buenas personas que con tanta*

*Gentileza*

*Pusieron a mi disposición sus conocimientos, su tiempo, sus consejos, su  
apoyo*

*Para que mis ladrillos fueran sólidos*

*Y de buena calidad:*

*A mis archimestres Fernando y Virginia*

*A los capitanes de los constructores, Sebas y Fede.*

*A mi familia y lobo lab, mi caballeriza mayor.*

*Y como siempre, a mi amor Miryam.*

## Agradecimientos

Fue posible realizar este trabajo gracias a la ayuda de mucha gente.

En primer lugar, quiero agradecer la confianza, convicción y tiempo que puso en mí Fernando Lobo, director de este trabajo. Que, además, sin nada a cambio me transfirió algunos de sus conocimientos y la pasión por los lagartos. Y Virginia Abdala, director asociado, por sus consejos y su constante apoyo en este trabajo.

A los miembros de la comisión de supervisión, Cristian Abdala y Florencia Vera Candiotti, por sus ricos aportes y sugerencias en el transcurso de este trabajo, que mejoraron enormemente esta tesis.

A la comisión evaluadora Dr. David Flores, Dr. Sebastian Barrionuevo, Dr. Ricardo Montero por sus ricos aportes, que mejoraron sustancialmente esta tesis.

A Seba, Fede y Sole por todo su apoyo, consejos y tiempo. ¡Gracias Pibes!

A mis amigos del laboratorio Thomy, Sole, Ale, Marito, Demian, gracias por las sugerencias y comentarios siempre constrictivos.

A Analu por ayudarme con los papeles del doctorado.

A Roberto Gutierrez, Roy Santa Cruz y toda la gente de la UNSA por la hospitalidad y por permitirme visitar la colección de Arequipa, Peru.

A mi gorda, por aguantarme todo el sacrificio que demandó este trabajo: viajes, ausencia, histeria. Por creer en mi, dejando de lado tus intereses personales para que concluya con esta tesis.

A mis hermanos, tios y sobrinos por todo el apoyo y aliento constante.

A mis viejos por tanto apoyo.

Al CONICET, por la beca que me permitio realizar la tesis.

## INDICE

INDICE .....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	8
OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS .....	13
OBJETIVOS PARTICULARES .....	13
<b>CAPÍTULO I: ÓRGANOS COPULADORES</b> .....	14
RESUMEN ESPAÑOL .....	15
RESUMEN INGLES .....	16
INTRODUCCIÓN .....	17
MATERIALES Y MÉTODOS .....	19
MATERIAL BIOLÓGICO .....	19
PREPARACIÓN DE LOS HEMIPENES y HEMICLÍTORIS .....	21
ANÁLISIS FILOGENÉTICO .....	22
RESULTADOS .....	23
DESCRIPCION GENERAL DE LOS HEMIPENES DE LIOLAEMIDAE .....	26
HIPOTESIS FILOGENÉTICA CONSTRUIDA USANDO SOLO LOS CARACTERES HEMIPENEANOS EN <i>Liolaemus</i> .....	40
OPTIMIZACIÓN DE LOS CARACTERES HEMIPENEANOS SOBRE LA RECONSTRUCCION INTERESPECÍFICA CONOCIDA PARA <i>Liolaemus</i> “METATREE” .....	44
HIPOTESIS FILOGENÉTICA CONSTRUIDA USANDO SOLO LOS CARACTERES HEMIPENEANOS EN <i>Phymaturus</i> .....	48



OPTIMIZACIÓN DE LOS CARACTERES HEMIPENEANOS SOBRE LA RECONSTRUCCION INTERESPECÍFICA CONOCIDA PARA <i>Phymaturus</i> “METATREE” .....	50
ANÁLISIS COMBINADO .....	53
IMPORTANCIA DE LA MORFOLOGÍA HEMIPENEANA EN LA DIAGNOSIS DE ESPECIES.....	58
DISCUSIÓN.....	74
MORFOLOGÍA HEMIPENEANA .....	75
CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS.....	77
IMPORTANCIA DE LA MORFOLOGÍA DEL HEMIPENE PARA DISCRIMINAR ESPECIES ESTRECHAMENTE RELACIONADAS.....	79
BIBLIOGRAFIA .....	82
<b>CAPITULO II:</b> .....	89
MÚSCULOS DE LA REGIÓN CLOACAL .....	89
RESUMEN ESPAÑOL .....	90
RESUMEN INGLES .....	91
INTRODUCCIÓN.....	92
MATERIALES y MÉTODOS .....	94
MATERIAL BIOLÓGICO .....	94
VISUALIZACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS MÚSCULOS .....	95
ANÁLISIS FILOGENÉTICO .....	95
ANALISIS ESTADISTICO .....	96
RESULTADOS.....	97

DESCRIPCIÓN DE LOS MÚSCULOS CLOACALES Y DE LA COLA DE <i>Liolaemus irregularis</i> (MACHOS). .....	98
DESCRIPCIÓN DE LOS MÚSCULOS ASOCIADOS A LA EVERCIÓN/RETRACCIÓN DE LOS HEMIPENES .....	102
MÚSCULOS DE <i>Liolaemus irregularis</i> (HEMBRA). .....	103
VARIACIONES ENTRE LOS LIOLÉMIDOS .....	103
VARIACION DEL GRUPO EXTERNO .....	105
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	107
LISTA DE CARACTERES .....	110
CORRESPONDENCIA ENTRE HEMIPENES Y MÚSCULOS ASOCIADOS A SU EVERSIÓN Y RETRACCIÓN.....	111
DISCUSIÓN.....	114
COMPARACIONES CON EL ESTUDIO DE ARNOLD (1984) .....	114
MÚSCULOS PREVIAMENTE NO DESCRIPTOS.....	116
DIMORFISMO SEXUAL EN LA MUSCULATURA Y AUTOTOMIA CAUDAL.....	119
LA ANATOMÍA MUSCULAR Y LA INFORMACIÓN SOBRE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DENTRO DE LIOLAEMIDAE .....	121
PERSPECTIVAS FUTURAS Y POTENCIALES DERIVACIONES MORFO-FUNCIONALES DE LA ANATOMÍA ESTUDIADA.....	123
LITERATURA CITADA .....	125
CAPITULO III: NERVIOS DE LA REGIÓN LUMBOSACRA .....	135
RESUMEN ESPAÑOL .....	136

RESUMEN INGLES .....	137
INTRODUCCIÓN.....	138
MATERIALES Y MÉTODOS.....	141
MATERIAL BIOLÓGICO .....	142
TINCIONES DIFERENCIALES.....	142
TOMA DE IMÁGENES.....	143
IDENTIFICACION DE LOS NERVIOS .....	143
RESULTADOS.....	145
DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO DE <i>Liolaemus multicolor</i> .....	146
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Liolaemus multicolor</i> .....	148
DESCRIPCION DEL PLEXO NERVIOSO EN <i>Liolaemus albiceps</i> .....	153
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Liolaemus albiceps</i> .....	155
DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBO SACRO DE <i>Liolaemus yanalcu</i> .....	157
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Liolaemus yanalcu</i> .....	158
DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO DE <i>Phymaturus laurenti</i> .....	161
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Phymaturus laurenti</i> .....	163
DESCRIPCION DEL PLEXO LUMBOSACRO DE <i>Phymaturus felixi</i> .....	167
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Phymaturus felixi</i> .....	169
DESCRIPCION DEL PLEXO LUMBOSACRO DE <i>Phymaturus sitesi</i> .....	170
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Phymaturus sitesi</i> .....	172
DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO DE <i>Diplolaemus leopardinus</i> .....	175

PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Diplolaemus leopardinus</i> .....	176
DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO EN <i>Tropidurus melanopleurus</i> .....	180
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Tropidurus melanopleurus</i> .....	181
DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO EN <i>Stenocercus doellojuradoi</i> .....	184
PRINCIPALES NERVIOS EN <i>Stenocercus doellojuradoi</i> .....	185
DISCUSIÓN.....	193
BIBLIOGRAFÍA .....	198
CONCLUSIONES GENERALES .....	203
PERSPECTIVAS FUTURAS .....	206
Suplemento .....	208
Capítulo 1: Organos Copuladores.....	208
Suplemento capitulo 2: Músculos de la región Cloacal .....	217
Suplemento Capitulo 3: Plexo Lumbosacro .....	219

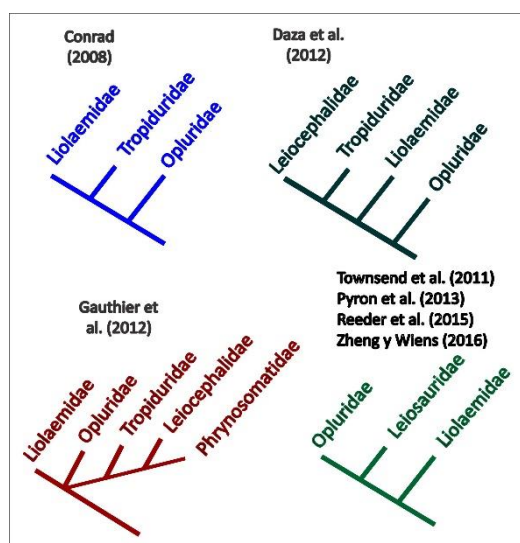
## INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Liolaemidae es un grupo de lagartijas distribuidas desde los altos Andes del Perú hasta la Patagonia Argentina, desde el nivel del mar hasta los 5.000 m de altura (Fig. 1). Esta familia cuenta con 3 géneros *Ctenoblepharys*, *Liolaemus*, y *Phymaturus* (Etheridge, 1995), en los que se incluyen cerca de 300 especies (Lobo et al., 2010). El género *Ctenoblepharys* sólo se conoce para la costa sur de Perú (Etheridge, 1995) y es el grupo hermano del clado formado por *Liolaemus* y *Phymaturus* (Schulte et al., 2003; Espinoza et al., 2004; Pyron et al., 2013; Zheng y Wiens, 2016) (Fig. 1). El género *Phymaturus* se distribuye desde la región este de los Andes argentinos y la región oeste de los Andes chilenos y mesetas de la Patagonia argentina (Lobo et al., 2012), cuenta con aproximadamente 40 especies (Fig. 1). El género *Liolaemus* es el segundo género de lagartos más diverso del hemisferio sur con aproximadamente 263 especies distribuidas principalmente en los Andes Patagonia desde el Perú hasta Tierra del Fuego (Fig. 1). Si bien la monofilia del grupo está ampliamente aceptada, las relaciones de parentesco dentro de los géneros aún no se encuentran resueltas completamente, por lo cual existen diversas hipótesis no siempre congruentes (ver en Lobo et al., 2010; Lobo et al., 2012, Morando et al., 2013). Así también, la posición y relaciones de la familia con otros iguanios ha variado según los últimos análisis cladísticos (Conrad, 2008; Townsed et al., 2011; Daza et al., 2012, Gauthier et al., 2012, Pyron et al., 2013, Reeder et al., 2015, Zheng y Wiens, 2016), planteándose actualmente un nuevo marco para el análisis de origen y evolución del grupo. Según Conrad et al. (2008) Liolaemidae estaría más relacionado con Tropiduridae, mientras que en Townsend et al. (2011), Pyron et al. (2012), Reeder et al. (2015) y Zeng y Wiens (2016) los liolémidos se encuentran más relacionados a Opluridae y Leiosauridae (Fig. 2).



**Figura 1.** Distribución aproximada de la familia Liolaemidae. En gris *Liolaemus*, En verde *Ctenoblepharys*, En azul, grupo *Phymaturus patagonicus*, naranja grupo *P. palluma*.

En esta familia de lagartijas se han realizado investigaciones desde diversas perspectivas: anatomía comparada (Moro y Abdala, 1998; Lobo y Abdala, 2001), biogeografía (Díaz Gómez, 2007, Portelli y Quinteros, 2018), desarrollo (Habit y Ortiz, 1996; Halloy et al., 2007), ecología (Ibargüengoytía, 2005; Frutos et al., 2007; Cruz et al., 2009; Kakoliris et al., 2010; Vidal et al., 2010; Valdecantos et al., 2013). También se han estudiado para obtener evidencias morfológicas, por ejemplo, miológicas y osteológicas, para reconstrucciones filogenéticas (Moro y Abdala, 1998; Lobo y Abdala, 2001; 2002; Abdala y Moro, 2003; Abdala et al., 2006) y además desde una perspectiva eco morfológica (Tulli et al. 2009; 2011; 2012).



**Figura 2.** Esquemas de los últimos análisis filogenéticos propuestos para la familia Liolaemidae según datos morfológicos, moleculares y/o combinaciones de ambos.

A pesar de la gran diversidad del grupo, los estudios sobre la morfología y ornamentación de los hemipenes han recibido poca atención. La morfología de los hemipenes es sin lugar a dudas una importante fuente de información sistemática, filogenética y taxonómica y existe una extensa bibliografía sobre estas estructuras en distintas familias de anfisbénidos, serpientes y lagartijas (por ejemplo, Dowling and Savage, 1960; Presch, 1978; Arnold, 1983, 1986; Klaver and Böhme, 1986; Böhme, 1988; Zaher, 1999; Ziegler and Böhme, 1999; Rösler and Böhme, 2006; Nunes, 2011; Kasperoviczus et al., 2011; Grazziotin et al., 2012). Para la familia Liolaemidae sólo ha sido descripta superficialmente la morfología de los hemipenes de algunas de sus especies (Ceï, 1986, 1993; Böhme, 1988; Lobo, 2000). Ceï (1986, 1993) realizó algunas observaciones en hemipenes de 14 especies de *Liolaemus*, en las que encontró cierta uniformidad, e indica una "falta prácticamente total de ornamentación". Sin embargo, al no precisar cuáles fueron las especies observadas salvo tres de ellas en una de sus figuras, el trabajo requiere ser reevaluado. El hemipene de *P. palluma* es descripto brevemente por Böhme (1988) y en Lobo (2000) se reporta la morfología de 18 especies de *Liolaemus* y de *Phymaturus dorsimaculatus*, indicándose diferencias entre los grandes grupos argentino y chileno de *Liolaemus* (las observaciones estuvieron limitadas a un par de caracteres).

Recientemente se encontraron hemiclítoris en las hembras de *Phymaturus* y de dos especies de *Liolaemus* (Valdecantos y Lobo, 2015), primer hallazgo para la familia Liolaemidae. En este trabajo se reporta además una variación importante en su morfología, grado de desarrollo y pigmentación. Dada la enorme diversidad del grupo, estas observaciones representan estudios preliminares que deben ser completados con datos para el resto de las especies del género. Con respecto a la musculatura e inervación asociadas al aparato copulador, los antecedentes de estudios previos en el grupo son prácticamente nulos. La importancia de las variaciones en la musculatura asociada a los hemipenes y su implicancia en las relaciones filogenéticas de los grandes grupos de lagartos ha sido estudiada por Arnold

(1984) quien describe 37 caracteres asociados a la musculatura y esqueleto de la región cloacal, incluyendo variación referida a los 7 músculos relacionados a apertura y cierre de la cloaca y a los hemipenes, con variaciones en los distintos grupos. Este estudio solo se focalizó en diferenciar los patrones de la musculatura en los grandes grupos taxonómicos de Squamata y las referencias a la anatomía de especies de liolémidos es muy breve y restringida a una especie de cada género (*Ctenoblepharys adspersa*, *Phymaturus palluma*, y *Liolaemus multiformis* (actualmente *Liolaemus signifer*)).

Por otro lado, la innervación de la musculatura asociada con la eversión y retracción de los hemipenes se encuentra determinada por neuronas motoras ubicadas en la medula espinal (al igual que en otros grupos de vertebrados), como lo describieran Ruiz y Wade (2002) para una especie de *Anolis* siendo desconocida la anatomía e innervación de esta región para otros grupos de Squamata.

El conocimiento de los aspectos morfo-funcionales y la integración entre órganos copuladores y el grado de desarrollo entre los músculos y su innervación en Liolaemidae es nulo y plantea por lo tanto diversos interrogantes. Las hipótesis que se pretenden abordar generan preguntas importantes entre las que destacamos: la presencia / ausencia y grado de desarrollo del hemiclitoris entre los grupos de *Liolaemus* y *Phymaturus* ¿implica extensión y desarrollo similar de los músculos y su innervación?, más específicamente: si este órgano está presente y bien desarrollado en el grupo *boulengeri*, ¿los músculos retractores y pene transversal estarán igualmente bien desarrollados?, ¿puede reducirse independientemente una parte del complejo o están completamente ligadas?. En las especies con hemipenes y músculos asociados bien desarrollados, ¿tendrán semejante grado de desarrollo en su contraparte femenina?, ¿o el desarrollo y evolución de estas estructuras son independientes entre los sexos?



Para evaluar la historia evolutiva de los eventos de pérdida o reducción de las distintas estructuras se optimizarán todos los caracteres obtenidos del análisis de la anatomía comparada en las filogenias más aceptadas del grupo.

## OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS

Establecer la importancia de los caracteres de los órganos copuladores para la inferencia de la historia filogenética de los liolaémidos, basados en un detallado análisis y caracterización de la anatomía comparada de todos los sistemas implicados.

## OBJETIVOS PARTICULARES

- 1) Describir en forma detallada los hemipenes y hemiclítoris de los principales géneros y subclados de la Familia Liolaemidae, y representantes de las Familias relacionadas (Leiosauridae, Tropiduridae).
- 2) Describir la musculatura asociada a los hemipenes, hemiclítoris y apertura cloacal en los Mismos grupos y su inervación motora.
- 3) Analizar la evolución de los caracteres hemipeneanos (forma y ornamentación) y de músculos encontrados en las últimas filogenias propuestas.
- 4) Identificar potenciales apomorfías del aparato copulador masculino y femenino, músculos y hemipenes/hemiclítoris para la sistemática del grupo.

## CAPÍTULO I:

### ÓRGANOS COPULADORES



Foto: Cristian Abdala

En este capítulo se amplió la muestra de lo ya publicado en: **Quipildor, M.**, Quinteros, S. y Lobo, F. 2018. Structure, variation, and systematic implications of the hemipenes of liolaemid lizards (Reptilia: Liolaemidae). Canadian Journal of Zoology. Ver material suplementario.

## RESUMEN ESPAÑOL

La familia Liolaemidae es un grupo de lagartijas pertenecientes al nuevo mundo, su distribución abarca el sur de América del Sur, desde las costas de Perú hasta la Patagonia en Argentina, ocupan diversos ambientes desde el nivel del mar hasta los 5000 msnm. Está compuesta por tres géneros: *Liolaemus*, *Ctenoblepharys* y *Phymaturus*. *Liolaemus* es un género de lagartijas que comprende 263 especies descritas hasta el momento. El género *Phymaturus* comprende 40 especies descritas hasta el momento exclusivamente saxícolas. Mientras que el género *Ctenoblepharys* es un género monotípico restringido a las costas del sur de Perú. El estudio de la morfología de los hemipenes se ha realizado en diversos grupos dentro de los Squamata, encontrando que poseen evidencia útil para estudios sistemáticos. En esta tesis se prepararon y estudiaron hemipenes de especies representativas de la familia Liolaemidae. Los resultados indican que existen estados de carácter que permiten identificar sistemáticamente a nivel de género, subgéneros, secciones, series y grupos. Además, se realizaron comparaciones entre especies hermanas y/o cercanas en las que se detectó importantes variaciones, en algunos casos mayores a las encontradas entre especies no hermanas. Algunos de los caracteres más importantes son: forma general del hemipene, ornamentación del hemipene, variaciones en el ápice, presencia de plicas y/o cálices en la cara asulcada y/o sulcada, y abultamiento en la cara asulcada, presencia de pigmentos, entre otros.

## RESUMEN INGLES

The family Liolaemidae is a group of lizards belonging to the new world, its distribution covers the south of South America, from the coasts of Peru to Patagonia in Argentina, occupy diverse environments from sea level to 5000 meters above sea level. It is composed of three genera: *Liolaemus*, *Ctenoblepharys* and *Phymaturus*. *Liolaemus* is a genus of lizards comprising 263 species described so far. The genus *Phymaturus* comprises 40 described species. While the genus *Ctenoblepharys* is a monotypic genus. The study of hemipenis morphology has been carried out in several groups within the Squamata, finding that they possess useful evidence for systematic studies. In this thesis hemipenes of representative species of the family Liolaemidae were prepared and studied. The results indicate that there are character states that allow to identify systematically at the level of: gender, subgenres, sections, series and groups. In addition, comparisons were made between sister species in which significant variations were detected in some cases greater than those found among non-sister species. Some of the most important characters are: general shape of the hemipenis, ornamentation of the hemipenis, variations in the apex, presence of plicae and / or chalices in the asulcada and / or sulcate face, and bulging in the asulcada face, presence of pigments, between others.

## INTRODUCCIÓN

En muchos grupos de animales, los órganos copulatorios proveen una significativa proporción de los caracteres utilizados en los estudios sistemáticos. Esto se aplica especialmente a los órganos intromitentes de los machos, que son ampliamente utilizados en la taxonomía de, entre otros, escarabajos, mariposas, polillas, saltamontes, moluscos, algunos peces, serpientes, lagartos y algunos grupos de mamíferos (Hamilton, 1946; Gordon y Rosen 1951; Sharp y Muir 1912; Jaennell 1955; Higgins 1975; Tuxen 1970; Arnold 1986a; Fitzpatrick et al., 2012; Klaczlo et al., 2015; D'Angiolella et al., 2016). De hecho, las características genitales de los invertebrados son tan importantes que se han producido descripciones de sus variaciones en trabajos muy extensos, de hasta cientos de páginas (Sharp y Muir 1912; Jaennell 1955; Higgins 1975), así como un glosario de genitales de insectos en general (Tuxen 1970). Las grandes diferencias en los genitales masculinos a menudo nos permiten distinguir fácilmente entre especies estrechamente relacionadas. Sin embargo, en algunos casos, los órganos son muy uniformes en ciertos aspectos de su morfología y son característicos de un género completo u otros taxones superiores. En general, las categorías taxonómicas de nivel superior (géneros, subfamilias, etc.) de reptiles tienen órganos copulatorios que comparten características derivadas similares (Böhme 1988; Keogh 1999; Maduwage et al., 2008; Köhler 2009). Pero en algunos casos, la mayor distancia filogenética entre taxones no siempre equivale a mayores diferencias en la morfología genital; es común encontrar genitales marcadamente diferentes entre taxones muy relacionados (Böhme 1988; Arnold 1986a; Lobo 2000; Köhler et al., 2010; Köhler et al., 2012).

Los genitales de los machos de Squamata consisten en un par de órganos intromitentes llamados hemipenes, cuya homología con otros “phalluses” de amniota ha sido recientemente demostrada (Gredler et al., 2014). Los hemipenes son estructuras generalmente tubulares que se retraen en la base de la cola cuando no se usan, pero se evierten durante la cópula. Cada hemipene contiene un surco, el surco

espermático, a través del cual se transporta el semen, es por ello que esta superficie se denomina sulcada. La morfología hemipeneana varía ampliamente entre los taxones de escamosos, desde tubos cilíndricos hasta estructuras profundamente bilobuladas ornamentadas con cálices, papilas, volantes y/o espinas (Dowling y Savage 1960), por lo que se han utilizado ampliamente para estudios sistemáticos, sobre todo en serpientes (Dowling y Duellman 1978; Zaher 1999; Myers y Donnelly 2001; Schargel y Castoe 2003; Schargel et al. 2005) y, en menor medida, en lagartos (Arnold 1983, 1986a; Böhme 1988; Köhler et al., 2012; Nunes et al., 2012; Klaczlo et al. al. 2015).

El primer informe que trata la morfología hemipeneana de los liolaémidos es una breve descripción de los hemipenes de *Phymaturus palluma* por Böhme (1988). La estructura y la variación de los órganos copuladores masculinos en las lagartijas de *Liolaemus* han sido revisadas por Ceí (1986, 1993) y Lobo (2000), pero carecen de descripciones detalladas. En sus trabajos Ceí (1986, 1993), mostró algunas observaciones de los hemipenes de *Liolaemus* (14 especies), donde señala una morfología homogénea y la casi completa falta de ornamentación, indicando en una de sus imágenes solo tres especies de las analizadas en sus dos trabajos. Lobo (2000) analiza la morfología de 18 especies de *Liolaemus* y *Phymaturus dorsimaculatus*, y describe el hemipene de *L. chacoensis* y *L. chiliensis* destacando las principales diferencias entre ambos subgéneros de *Liolaemus* (*Eulaemus* y *Liolaemus* sensu stricto).

Recientemente se encontraron hemiclítoris en las hembras de *Phymaturus* y de dos especies de *Liolaemus* (Valdecantos y Lobo, 2015) primer hallazgo para la familia Liolaemidae. En este trabajo se reporta además una variación importante en su morfología, grado de desarrollo y pigmentación. Dada la enorme diversidad del grupo, estas observaciones representan estudios preliminares que deben ser completados con datos para el resto de las especies del género.

El objetivo de este estudio es proporcionar un informe en profundidad de la morfología hemipeneal de especies pertenecientes a la familia Liolaemidae, representando los tres géneros (*Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*) y los principales clados actualmente reconocidos dentro de ellos. Además, destacamos la importancia de este conjunto de datos en la filogenia y la taxonomía de *Liolaemus* y *Phymaturus*, lo que proporciona una validación adicional de los hallazgos previos en la literatura sobre el uso de caracteres hemipeneales como herramientas sistemáticas. También, se realizan comentarios sobre el desarrollo y morfología de los hemiclítoris.

## MATERIALES Y MÉTODOS

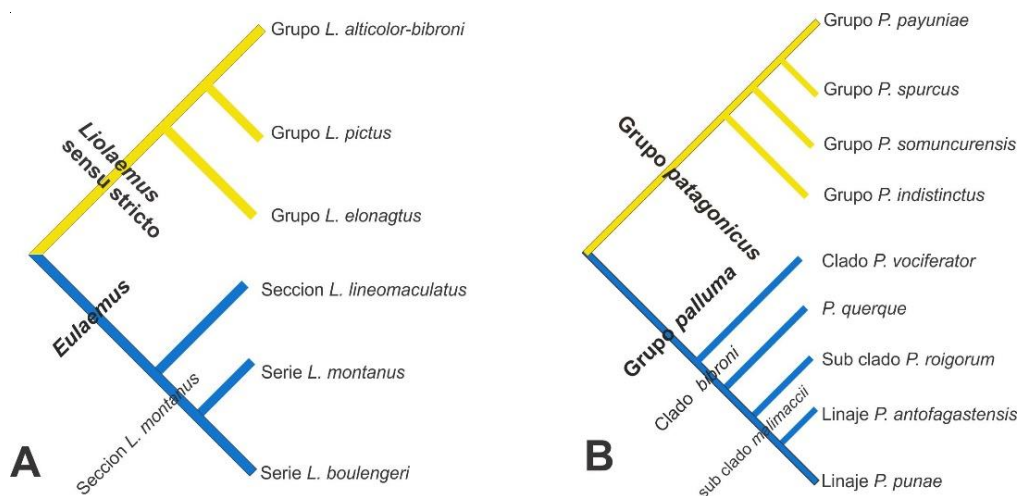
### MATERIAL BIOLÓGICO

Todos los especímenes están depositados en la Colección Herpetológica del Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), colección del Museo de Ciencias Naturales de Salta (MCN-UNSa), la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo (FML), la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional de San Juan (UNSJ), Universidad Nacional de San Agustín (UNSa), Arequipa, Perú. El tamaño de las muestras varía de uno a seis hemipenes por especie. Los tamaños de muestra pequeños son adecuados para las descripciones hemipeneales porque la variación intraespecífica es generalmente leve o nula, y la variación que puede estar presente a menudo solo refleja artefactos de conservación (Arnold 1986 a, b; Böhme 1988; Keogh 1999). Además, muchas especies son muy escasas en las colecciones y son raras también en sus localidades de origen. Los detalles de las muestras estudiadas se enumeran en material suplementario (Archivo Suplemento capítulo 1).

Se estudiaron hemipenes de representantes de 42 especies pertenecientes al género *Liolaemus* del subgénero *Eulaemus*: sección de *L. montanus* (Sensu Schulte et al., 2000; Lobo et al. 2010): serie *L.*



*boulengeri* (17 especies); Serie *L. montanus* (siete especies); y *L. lineomaculatus* sección (seis especies); y 11 especies del subgénero *Liolaemus* sensu stricto: grupo *L. elongatus-petrophilus* (tres especies); Grupo *L. pictus* (una especie); Grupo *L. alticolor-bibronii* (siete especies) (Fig. 1 A). Para el género *Phymaturus* se estudiaron 27 especies representativas que siguiendo a Lobo et. al. (2016, 2018), son representantes del grupo *P. palluma* pertenecientes a: clado *P. vociferator* (un representante) clado *querque*: *P. querque* además sub clado *P. malimaccii* linaje *P. antofagastensis* (dos especies) linaje *P. punae* (4 especies) sub clado *P. roigorum* (una especie). Representando al grupo *P. patagonicus*: grupo *P. indistinctus* (2 especies) grupo *P. somuncurensis* (3 especies) grupo *P. spurcus* (2 especies) grupo *P. payuniae* (9 especies) (Fig. 1 B). Además, estudiamos a *Ctenoblepharys adspersa* genero monotipico. Y dado que las relaciones filogenéticas de Liolaemidae con otros iguanios a sido controversial según los estudios con datos morfológicos o moleculares, en los cuales Liolaemidae resulta estar mas emparentado con Tropiduridae o Leiosauridae y Opluridae respectivamente, para realizar interpretaciones filogenéticas y evolutivas de las características anatómicas encontradas en los hemipenes de Liolaemidae se analizaron los hemipenes de *Tropidurus melanopleurus* y *Diplolaemus leopardinus* (ver material suplementario, archivo S1).



**Figura 1.** Relaciones filogenéticas de los principales clados según Schulte et al. (2000); Espinoza et al. (2004); Pyron et al. (2013) para todo el género, Avila et al. (2006); y Abdala (2007) para la serie *L. boulengeri*, y Lobo (2001, 2005); Avila et al. (2015); y Quinteros (2013) para el subgénero *Liolaemus*. Lobo et al. (2016) y Lobo et al. (2018) para el género *Phymaturus*. A. género *Liolaemus* B. género *Phymaturus*.

Se analizaron hemiclítoris pertenecientes a: género *Phymaturus* grupo *palluma*: *P. aguanegra*, *P. calcogaster*, *P. dorsimaculatus*, *P. extrilidus*, *P. punae*, *P. spurcus*, grupo *patagonicus*: *P. castillensis*, *P. querque*, *P. spectabilis*. Género *Liolaemus*: subgénero *Liolaemus* sensu stricto: *L. yanalcu*, *L. austromendocinus*, *L. ceii*. subgénero *Eulaemus*: *L. albiceps*, *L. multicolor*, *L. irregularis*, *L. vulcanus*, *L. scapularis*, y *Ctenoblepharys adspersa*.

## PREPARACIÓN DE LOS HEMIPENES y HEMICLÍTORIS

Se siguió el protocolo de Zaher y Prudente (2003). De cada espécimen fijado se extrajo uno de los hemipenes o hemiclítoris a través de una pequeña incisión en la base de la cola. Luego, el órgano se sumergió en una solución de KOH al 2% durante 3-5 minutos o hasta que se volvió translúcido y flexible. Los hemipenes y hemiclítoris fueron evertidos manualmente utilizando pinzas para asegurarse de que todo el órgano quedara completamente evertido. Una vez evertido completamente, el órgano se llenó con vaselina coloreada para permitir una mejor visualización de las estructuras. Se obtuvieron imágenes digitales de hemipenes en vista sulcada, asulcada y lateral usando una cámara (Olympus DP25) unida a un estereomicroscopio. Las mediciones se tomaron usando un calibre digital (0.02 mm de precisión) y un micrómetro ocular. La terminología de los estados sigue a la de Dowling y Savage (1960), Savage (1997), Zaher (1999), Ziegler y Böhme (1999), Lobo (2000) Zaher y Prudente (2003). Además, dada la variación encontrada definimos nueva terminología:

Glosario:

Cálices: estructuras reticuladas en forma de panal de abeja presentes en *Tropidurus*, *Diplolaemus*, *Phymaturus* y algunas especies de *Liolaemus*.

Cara asulcada: cara opuesta a la que presenta el surco espermático.

Cara lateral: región entre las caras asulcada y sulcada.

Cara sulcada: cara en la que se localiza el surco espermático.

Cuerpo hemipeneano: hace referencia al tronco del hemipene.

Laminas: cortes trasnversales de la región distal del surco espermático.

Lóbulos: presentes en la región distal, son estruclutas que sobresalen del cuerpo hemipeneano a modo de bifurcación del tronco, en general los lóbulos están acompañados por la bifurcación del surco espermático.

Plicas: estructuras en forma de tejas que se localizan sobre el cuerpo hemipeneao de *Liolaemus*. Estas pueden ser continuas cuando recorren toda la cara asulcada sin interrupciones o discontinuas cuando presentan una interrupción.

Región distal: es la región mas alejada al cuerpo del espécimen, también puede llamarse región apical, donde se ubican los lóbulos.

Región media: Region del tronco hemipeneano.

Región proximal: es la región mas próxima (cercana) al cuerpo del especiemem.

Surco espermático: canal semicerrado por el cual fluye el liquido seminal.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se analizó independientemente la una matriz para el género *Liolaemus* que incluye 42 caracteres morfológicos tomados de hemipenes y para el género *Phymaturus* se construyó una matriz con 14 caracteres. Luego se analizaron ambas matrices juntas. Los análisis filogenéticos se realizaron con TNT

v.1.5 (análisis de árbol usando New Technology Goloboff et al., 2003, Goloboff y Catalano, 2016).

Realizamos un análisis bajo pesos implicados (usando la metodología propuesta por Mirande, 2009). Los caracteres discretos se codificaron según su variación en binarios o multiestados. Los caracteres continuos también se codificaron como tales, siguiendo la metodología de Goloboff et al. (2006) (Ver Tabla S1 y S2). En el caso de la hipótesis filogenética obtenida para *Liolaemus* el soporte de los nodos se midió con bootstrapping, realizando 500 réplicas. Incluimos 45 taxones terminales: 41 especies de *Liolaemus*, *Phymaturus* y *Ctenoblepharys* que representan nuestro grupo interno, y *Tropidurus melanopleurus*, *Diplolaemus leopardinus*, que fueron utilizadas como grupos externos.

Además, optimizamos los caracteres en la topología filogenética más reciente dentro de la familia. Como no existe una filogenia para *Liolaemus* que incluya todos los taxa terminales analizados en esta tesis, reconstruimos un metatree siguiendo a Schulte et al. (2000); Espinoza et al. (2004); y Pyron et al. (2013) para todo el género, Avila et al. (2006); y Abdala (2007) para la serie *L. boulengeri*, y Lobo (2001, 2005); Avila et al. (2015); y Quinteros (2013) para el subgénero *Liolaemus* y sus grupos internos. Para el género *Phymaturus* se reconstruyó un árbol filogenético a partir de las filogenias propuestas por Lobo et al. (2016) para el grupo *palluma* y Lobo et al. (2018) para el grupo *patagonicus*.

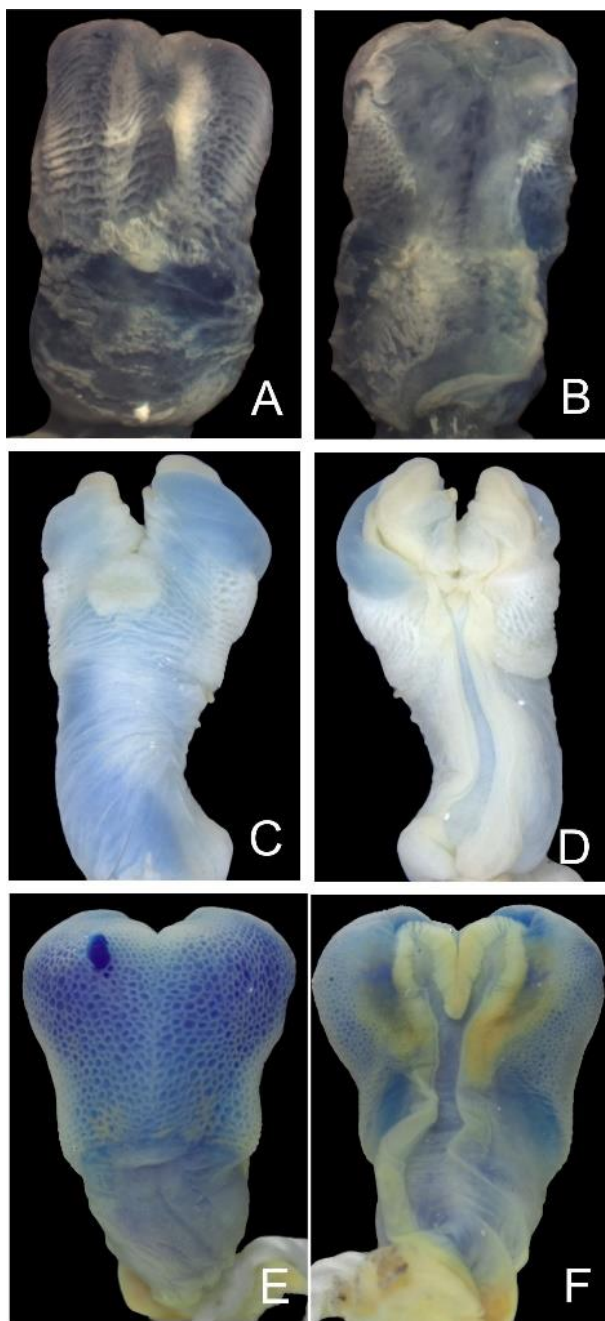
## RESULTADOS

La familia Liolaemidae está formada por 3 géneros *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*. Así como la morfología corporal, escamación, lepidosis, etc. la morfología de los hemipenes de cada uno de estos tres géneros presentan características únicas que nos permiten distinguirlos fácilmente uno del otro (Figura 3). Es por eso que decidimos estudiarlos independientemente.

El género *Ctenoblepharys* presenta un hemipene corto y ancho, ornamentado exclusivamente plicas. Presenta un surco espermático ancho y poco profundo. El ápice carece de ornamentación (Figura 3 A y B).

El género *Liolaemus* presenta los hemipenes más variados de la familia, la ornamentación del cuerpo hemipeneano puede estar dada por cálices y/o plicas. Si bien su morfología es más tubular, existe variación ya que algunos grupos presentan el ápice notablemente más ancho. Sin duda lo más variable en este género es la ornamentación en el ápice pudiendo presentar: cuernos, forma de copa, forma de concha, valva (Ver definición mas abajo), redondeada (Figura 3 C y D).

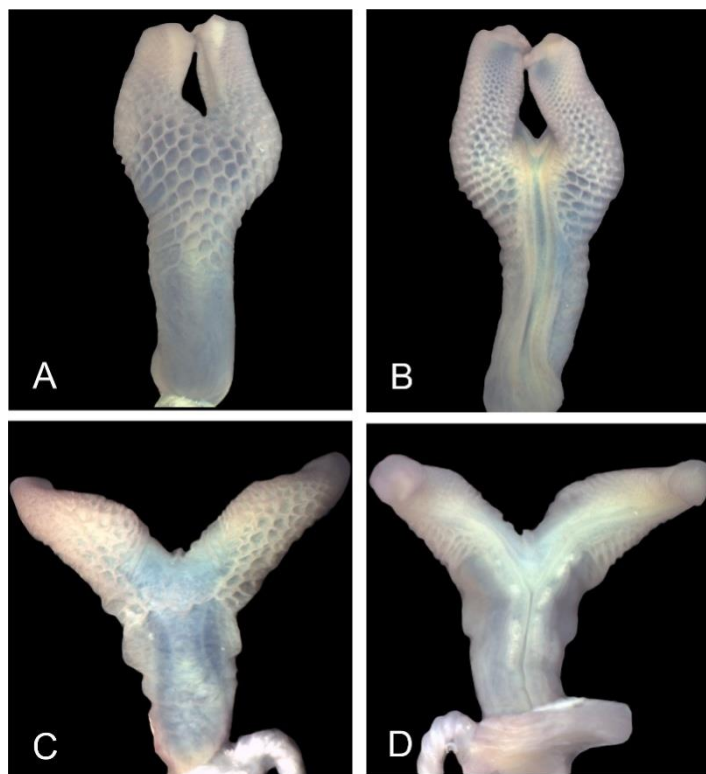
El género *Phymaturus* presenta hemipenes en general globosos, aunque en algunos casos se acercan a una forma tubular. Cara asulcada y/o sulcada siempre ornamentados por cálices. Los labios del surco espermático en su porción distal presentan cortes transversales que llamamos laminas, existen variación en el número de estas laminas, las especies pertenecientes al grupo *palluma* presentan un menor numero comparado con las del grupo *patagonicus*. Además, en el grupo *palluma* es característico la presencia de pigmentos (Figura 3 E y F).



**Figura 4.** A y B, cara asulcada y sulcada del hemipene de *Ctenoblepharys adspersa*. C y D, cara asulcada y sulcada del hemipene de *Liolaemus austromendocinus*. E y F, cara asulcada y sulcada del hemipene de *Phymaturus cf. cacivioi*.

El género *Diplolaemus* presenta hemipenes ornamentados exclusivamente con cálices al igual que *Tropidurus* y *Phymaturus*, los cálices cubren toda la cara asulcada a excepción de su región proximal. Presenta lóbulos largos, pero nunca tanto como *Tropidurus* (Figura 5 A y B).

El género *Tropidurus* presenta hemipenes ornamentados con cálices exclusivamente, igual que el género *Phymaturus*. La característica más importante de este hemipene es la longitud de sus lóbulos. Además, los cálices se encuentran ornamentando solo los lóbulos (Figura 5 C y D).



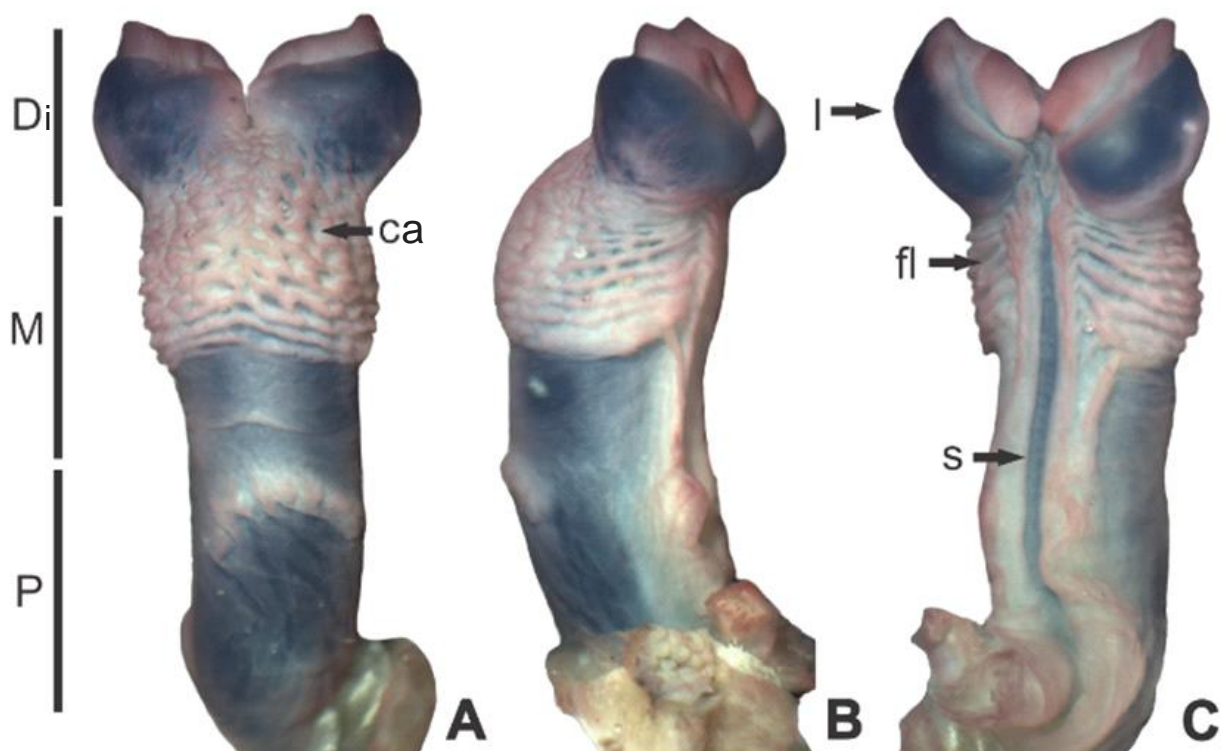
**Figura 5.** Ay B, cara asulcada y sulcada del hemipene de *Diplolaemus leopardinus*. C y D, cara asulcada y sulcada del hemipene de *Tropidurus melanopleurus*.

## DESCRIPCION GENERAL DE LOS HEMIPENES DE LIOLAEMIDAE

### Genero *Liolaemus*



Los hemipenes de *Liolaemus* muestran dos tipos de ornamentaciones (plicas y cálices) que se localizan tanto en cara sulcada como asulcada (Figura 6). La presencia de uno no excluye la presencia del otro. Las plicas son estructuras en forma de tejas, transversales al hemipene (Figura 6). Por otro lado, los cálices son estructuras reticuladas. En general, las ornamentaciones se distribuyen en el tercio superior de las caras sulcada y asulcada del hemipene, aunque en algunos casos pueden extenderse por toda la mitad superior del órgano, o incluso más. En la región proximal (base del hemipene), el surco espermático muestra una estructura en forma de bolsa en uno o ambos bordes (Figuras 6, 7 y 8).



**Figura 6.** Figura general de un hemipene típico de *Liolaemus*. *L. zullyae* MCN 1543 se muestran las regiones generales que fueron usadas en las descripciones *Liolaemus*. A. vista asulcada; B. Vista lateral; C. Vista sulcada; ca: cálices; l: lóbulos (Ápice); M: región media del tronco; P: región proximal del tronco; Di: región distal del tronco; fl: Plicas; s: Surco espermático.



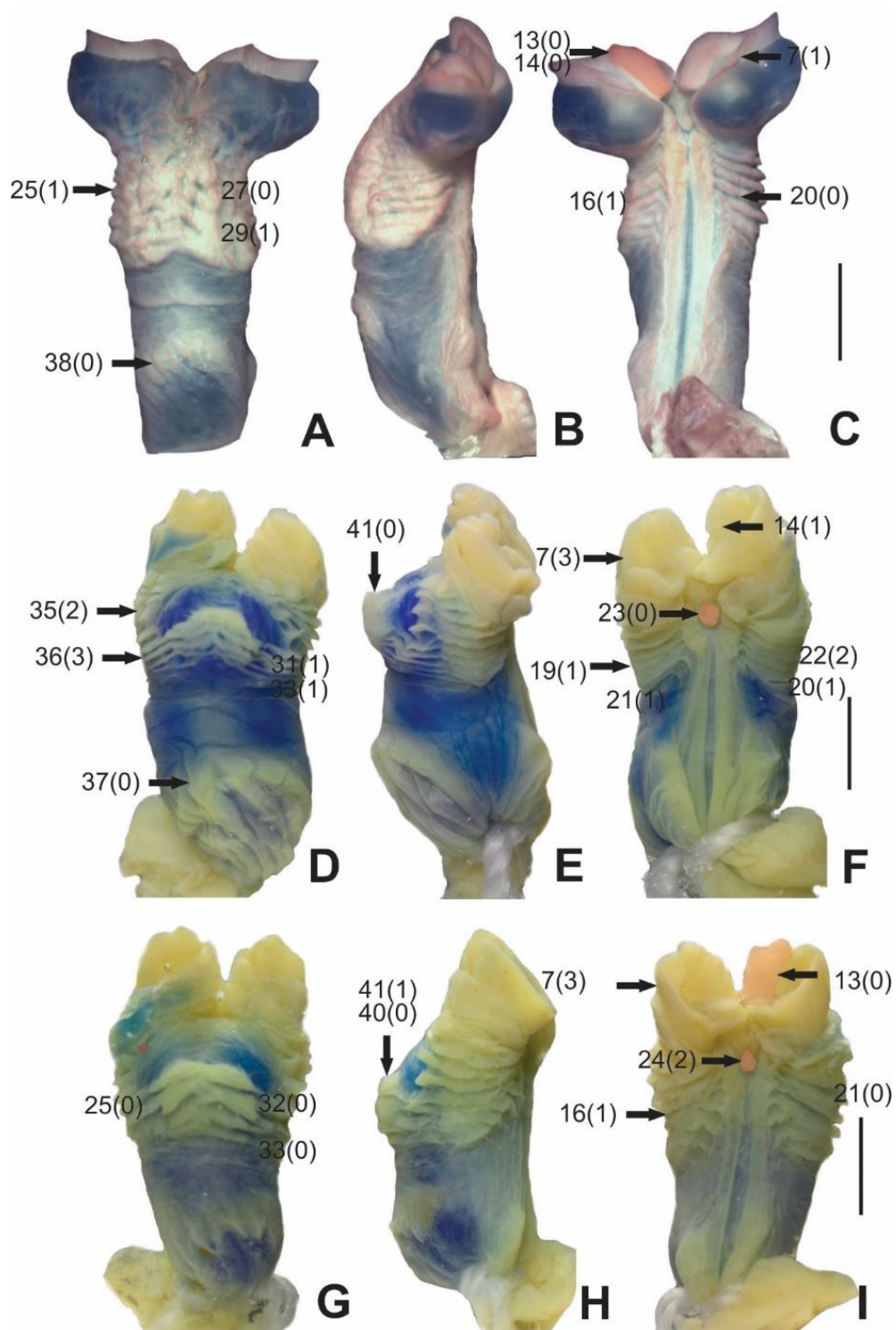
- Subgénero *Eulaemus*. - La cara de sulcada del hemipene puede estar desnuda o presentar volantes (plicas), pero nunca cálices. Por otro lado, la cara asulcada puede tener ambos tipos de ornamentaciones (Figuras 6 y 7).
- Sección *Liolaemus lineomaculatus*. - Las especies de este grupo tienen hemipenes más delgados que las especies de la sección de *L. montanus*. Un ápice engrosado es evidente. El ápice presenta forma de concha, con el borde interno engrosado y con forma elíptica. Cálices siempre presentes en la cara asulcada; plicas observados en algunas especies. La región proximal (base de hemipene) de la cara de asulcada muestra un área engrosada. La prominencia en forma de joroba de la cara asulcada está ausente (Figuras 6 y 7 A-C).
- Sección de *Liolaemus montanus*. - Los miembros de este clado muestran hemipenes robustos. El ápice tiene forma de copa. La cara asulcada ornamentada con plicas, pero nunca cálices. La cara asulcada muestra una notoria prominencia en forma de joroba en la región media del tronco, nunca muestra un área engrosada en la región basal del tronco (Figura 7 D-I). Dentro de la sección *montanus*:
  - Serie *Liolaemus boulengeri*. – La cara asulcada muestra una notoria prominencia en la región media del tronco, generalmente pronunciada hacia adelante. La cara asulcada tiene plicas lisas, no dentadas (Figura 7, D-F).
  - Serie *Liolaemus montanus*. - La cara asulcada muestra una notoria prominencia en la región media del tronco, es redondeada o pronunciada hacia arriba, nunca hacia adelante. Las plicas de la cara sulcada y asulcada son siempre dentadas (Figura 7, G-I).
  - *Liolaemus* sensu stricto sub género. - Cálices siempre presentes en la cara asulcada; plicas observadas en algunas especies. El margen distal del ápice se alarga, ya sea en forma de cuerno o

redondeado. Las plicas de la cara sulcada son estrechos. El borde de los cálices puede ser liso u ondulado (Figura 8).

- Grupo *Liolaemus elongatus-petrophilus*. – El ápice presenta forma de valva (término escogido para diferenciarlo del ápice del grupo *L. lineomaculatus*). Cálices con bordes suaves. Las ornamentaciones de la cara sulcada se distribuyen solo en el tercio superior del trunco, sin llegar a la línea media. Las plicas pueden estar presentes (Figura 8, A-C).

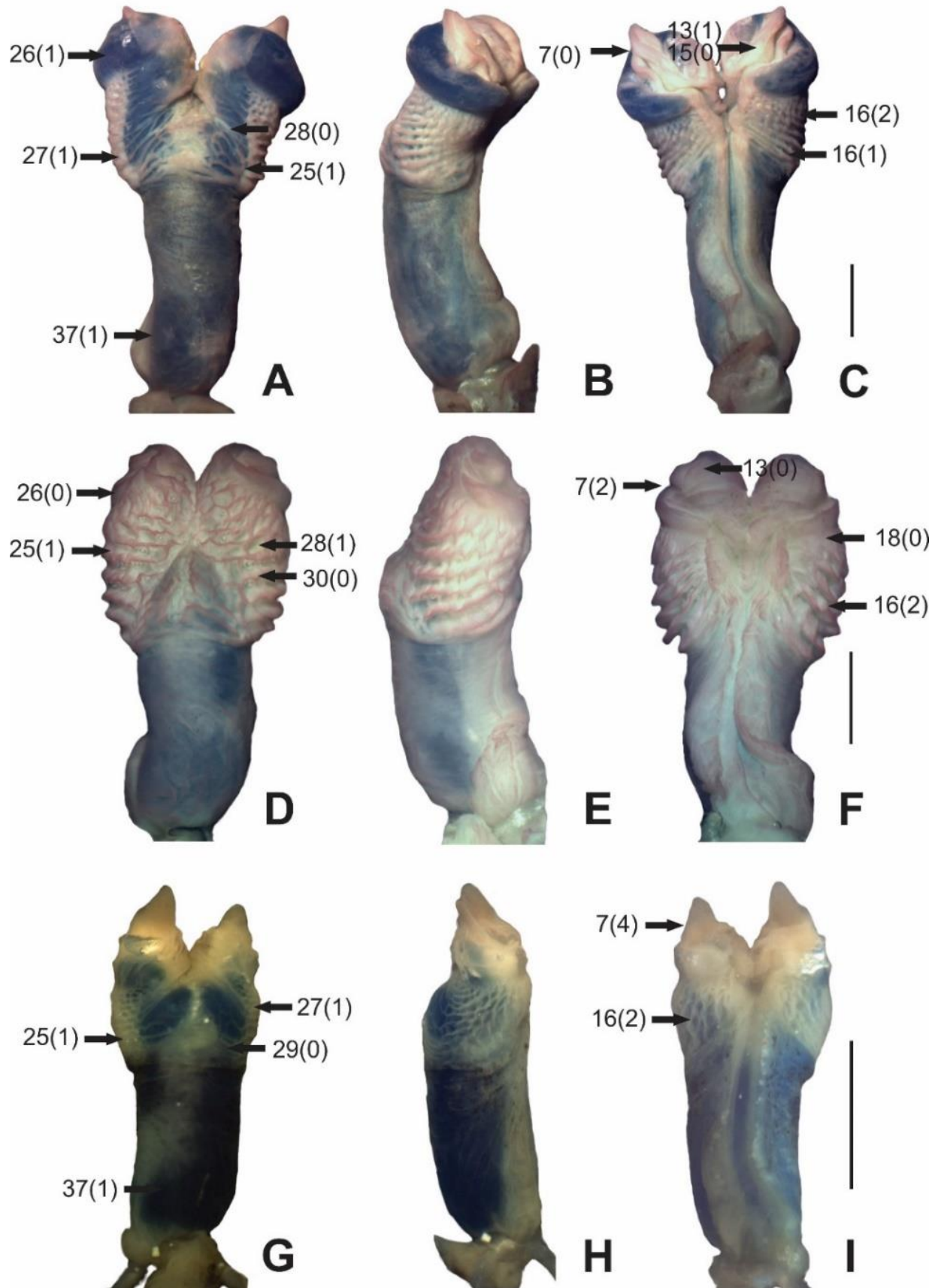
- Grupo de *Liolaemus pictus*. - Representado aquí solo por *L. coeruleus*, muestra un ápice redondeado. Cálices evidentes en caras sulcada y asulcada. Estos cálices son profundos con bordes ondulados (Figura 8, D-F).

- El grupo *Liolaemus alticolor-bibronii*. - El ápice muestra estructuras en forma de cuerno (bordes externos alargados). Los lóbulos apicales están bien desarrollados. La cara de sulcada tiene cálices lisos, nunca plicas (Figura 8, G-I).



**Figura 7.** Hemipenes de especies representativas del subgénero *Eulaemus*. Las figuras muestran las caras asulcada, lateral y sulcada, y los números corresponden a los caracteres y sus estados en

paréntesis. A–C, *L. kingii* (MCN 1546) representante de la sección *lineomaculatus*. D–F, *L. irregularis* (MCN 3429) representante de la serie *boulengeri* de la sección *montanus*. G–I, *L. multicolor* (IBIGEO 5253) representante de la serie *montanus* de la sección *montanus*. En C, la forma elíptica de la región interna del ápice está marcada con rojo. En F, la pequeña prominencia redondeada en la bifurcación del surco espermático está marcada con rojo. En I, la pequeña prominencia ovalada en la bifurcación del surco y la región interna del ápice ensanchada están marcadas con rojo. carácter 7: forma del ápice (1= forma de valva; 3= forma de copa); carácter 13: borde interno del ápice (0= ensanchado); carácter 14: forma del borde interno del ápice (0= elíptico ; 1=no elíptico); carácter 16: tipo de ornamentación sobre la cara sulcada (1= plicas); carácter 21: forma de las plicas de la cara sulcada (0=serradas; 1=lisa); carácter 23: pequeño bulto en la bifurcación del surco espermático (0= presente); carácter 24: forma del bulto en la bifurcación del surco espermático (0= redondeado; 2=ovalado); carácter 25: ornamentación sobre la cara asulcada (0= plicas; 1= cálices); carácter 27: cálices sobre la cara asulcada (0=uniformes); carácter 32: plicas de la cara asulcada (0= aserradas); carácter 33: plicas de la cara asulcada (0=carnosas; 1= delgadas); carácter 37: región proximal de la cara asulcada (0= rugosa); carácter 38: región proximal de la cara asulcada muestra una área engrosada (0= presente); carácter 40: cara asulcada muestra una prominencia conspicua en la región media (0=presente); carácter 41: forma de la prominencia de la cara asulcada (0= curvada hacia el apice;1= redondeada) para más detalles ver material suplementario: lista de caracteres. Escala 2 mm.



**Figura 8.** Hemipenes representativos del subgénero *Liolaemus sensu stricto*. La lamina muestra la cara asulcada, lateral y sulcada, y los números corresponden a los caracteres y sus estados en paréntesis. A–C *L. ceii* (MCN 3744) representante del grupo *L. elongatus*, D–F *L. coeruleus* (MCN 3794) representante del grupo *L. pictus*, G–I *L. yanalco* (MCN 3409) representante del grupo *L. alticolor–bibronii*. carácter 7: forma del ápice (0= forma de concha; 2= forma redondeada; 4= forma de cuerno); carácter 13: borde interno del ápice (0= engrosado; 1= no engrosado); carácter 15: borde interno del ápice (0= alargado); carácter 16: ornamentación sobre la cara sulcada (1= plicas; 2= cálices); carácter 18: distribución de los cálices sobre la cara sulcada (0= sobre los lóbulos); carácter 25: ornamentación sobre la cara asulcada (1=cálices); carácter 26: Distribución de los cálices sobre la cara asulcada (0= sobre los lóbulos del ápice; 1= nunca sobre los lóbulos); carácter 27: cálices de la cara asulcada (1=no uniformes); carácter 28: cálices de la cara asulcada (0= superficiales; 1= profundos); carácter 29: cálices de la cara asulcada (0= delgados); carácter 30: cálices de la cara asulcada (0= ondulado); carácter 37: región proximal de la cara asulcada (1= liso). Para más detalles ver material suplementario: lista de caracteres.

Escala 2 mm.

Lista de caracteres para *Liolaemus* .

0. Relación entre la longitud del hemipene y la longitud hocico-cloaca (SVL).
1. Relación entre la longitud del surco espermático y la longitud del hemipene.
2. Relación entre la distancia donde bifurca el surco espermático y la longitud del hemipene.
3. Relación entre el ancho del surco espermático y la longitud del hemipene.
4. Relación entre el ancho de la región proximal y la longitud del hemipene.
5. Relación entre el ancho de la región media y la longitud del hemipene.
6. Relación entre el ancho de la región distal y la longitud del hemipene.



7. Forma del ápice: forma de concha (0) (Fig. 7C); forma de valva (1) (Fig. 8C); forma redondeada (2) (Fig. 8F); forma de copa (3) (Fig. 7F, I); forma de cuernos (4) (Fig. 8I); sin ornamentación (5) (Fig. 4B); con laminas (6) (Fig. 9) solo presentes en el género *Phymaturus*.
8. Número de láminas en el ápice: menos de 15 (0) más de 20 (1). Solo presentes en el género *Phymaturus* (Fig. 9).
9. Presencia de pigmentos: presente (0) (Fig. 9 A y B) ausente (1). Solo presente en el grupo *Phymaturus palluma*.
10. Forma del hemipene: Globosa (0) tubular (1). Globosa hace referencia a una forma en la cual al ancho de la región media es mayor que al del apice y base del hemipene. Forma tubular hace referencia a que el ancho del hemipene es similar a lo largo del hemipene.
11. Lóbulos apicales: pobremente desarrollados (0), desarrollados (1), Bien desarrollados (2). Lóbulos bien desarrollados se encuentran en en *Tropidurus* y *Diplolaemus*, mientras que lóbulos pobremente desarrollados en *Ctenoblepharys*, *Phymaturus* y algunas especies de *Liolaemus*.
12. Lóbulos apicales: unidos (0); separados (1).
13. Borde interno del ápice: engrosado (0) (Fig. 7C, F, I y 6F); no engrosado (1) (Fig. 8C).
14. Forma del borde interno del ápice: elíptico (0) (Fig. 7C); no elíptico (1) (Fig. 7F, I y 6F).
15. Borde interno del ápice: alargado (0) (Fig. 8C); no alargado (1).
16. Ornamentación sobre la cara sulcada: ausente (0); plicas (1) (Fig. 7C, F, I y 8C)); cálices (2) (Fig. 8 C y F).
17. Ornamentaciones en la cara sulcada: No llega a la región media del hemipene la ornamentación se encuentra en el tercio superior del hemipene se hubica en la región distal (0); alcanza la región media del hemipene (1); la ornamentación supera la región media del hemipene alcanzando la región proximal (2).

18. Distribución de los cálices en la cara sulcada: sobre los lóbulos (0) (Fig. 8F); nunca sobre los lóbulos (1) (Fig. 8C).
19. Cara sulcada con plicas: carnosas (0) (Fig. 7C, I); delgadas (1) (Fig. 7F).
20. Cara sulcada con plicas: profundas (0) (Fig. 7C, I); superficiales (1) (Fig. 7F).
21. Cara sulcada con plicas: aserradas (0) (Fig. 7 I); lisas (1) (Fig. 7 F). Aserradas hace referencia a discontinuidades de las plicas en forma de dientes similares a una sierra.
22. Número de plicas en la cara sulcada: de cero a dos (0); cuatro o cinco (1); seis a ocho (2); nueve a diez (3); doce (4). Se cuentan el número de plicas que alcanzan la región sulcada.
23. Pequeño bulto en la bifurcación del surco espermático: presente (0) (Fig. 7 C, F, I); ausente (1) (Fig. 8 C, I).
24. Forma del pequeño bulto en la bifurcación del surco espermático: redondeado (0) (Fig. 7 F); triangular (1); ovalado (2) (Fig. 7 I).
25. Ornamentación sobre la cara asulcada: Plicas (0) (Fig. 7 D, G); cálices (1) (Fig. 7 A 8 A, D, G).
26. Distribución de los cálices sobre la cara asulcada: sobre los lóbulos (0) (Fig. 8 D); nunca sobre los lóbulos (1) (Fig. 7 A).
27. Cálices de la cara asulcada: uniformes (0) (Fig. 7 A); no uniformes (1) (Fig. 8 A, D, G).
28. Cálices de la cara asulcada: superficiales (0) (Fig. 8 A, G); profundos (1) (Fig. 8 D).
29. Calices de la cara asuclada: delgados (0) (Fig. 8 G); carnosos (1) (Fig. 6 y 5A).
30. Cálices de la cara asulcada: ondulados (0) (Fig. 8D); no ondulados (1) (Fig. 8A, G).
31. Plicas de la cara asulcada: profundas (0) (Fig. 7 G); superficiales (1) (Fig. 7 D).
32. Plicas sobre la cara asulcada: aserradas (0) (Fig. 7 G); lisas (1) (Fig. 7 D).
33. Plicas de la cara asulcada: carnosos (0) (Fig. 7 G); delgados (1) (Fig. 7 G).



34. Número de plicas en los lóbulos de la cara asulcada: cero (0); dos (1); tres (2); cuatro (3).
35. Número de plicas discontinuas en la cara asulcada: cero–dos (0); tres (1); cuatro (2); cinco (3); seis (4).
36. Número de plicas continuas sobre la cara asulcada: cero (0); una–dos (1); tres–cuatro (2); cinco (3); siete (4); veinte (5).
37. Región proximal de la cara asulcada: rugosa (0) (Fig. 7 D, G); lisa (1) (Fig. 6, 7 A, y 8 A, D, G). las arrugas son engrosamientos de la epidermis irregular que dan aspecto rugoso.
38. Engrosamiento en la región proximal de la cara asulcada: presente (0) (Fig. 6 y 7 A); ausente (1) (Fig. 7 D, G y 8 A, D, G). Es un engrosamiento de la epidermis en forma de media luna.
39. Engrosamiento de la epidermis en la región media de la cara asulcada: presente (0); ausente (1).
40. Prominencia en forma de joroba en la región media de la cara asulcada: presente (0) (Fig. 7 E, H); ausente (1) (Fig. 6, 7 B y 8 B, E, H). Protuberancia que en vista lateral da aspecto de joroba.
41. Forma de la prominencia en forma de joroba: curvado hacia el ápice (0) (Fig. 7 E); redondeada (1) (Fig. 7 H); curvada hacia la base del órgano (2); pronunciado hacia arriba (3). En vista lateroventral la joroba puede ser redondeada

### **Género *Phymaturus***

La cara asulcada y/o sulcada de los hemipenes de *Phymaturus* presentan un solo tipo de ornamentación (cálices) (Figura 4 E-F y 9). Los cálices son estructuras reticuladas, y que presentan el mismo nombre en *Liolaemus* y *Phymaturus*, pero se observaron algunas diferencias, principalmente en que *Phymaturus* son simétricos y con paredes poco desarrolladas. En general, las ornamentaciones se distribuyen por todo el cuerpo hemipeneano tanto en las caras sulcada y asulcada del hemipene. En

general los hemipenes de *Phymaturus* son globosos, aunque pueden ser alargados. En la región terminal, los labios del surco espermático se dividen transversalmente formando láminas, son características apomórficas de este género.

- Grupo *P. palluma*. Todas las especies analizadas en este estudio pertenecientes a este grupo presentan hemipenes pigmentados. Existen variaciones con respecto a la distribución y a la intensidad de la pigmentación. En general presentan la región proximal de la cara asulcada rugosa y la distribución de la ornamentación se limita al tercio superior del órgano. El número de divisiones (laminas) que presenta el surco en el ápice nunca supera las 15, además resultan más carnosas que las del grupo *patagonicus* (Figura 9 A -B).

- ✓ Clado *P. vociferator*. No presenta pigmentos en la cara asulcada y la pigmentación en la cara sulcada se encuentra limitada a la región distal del surco espermático.

- ✓ Clado *P. querce*. Presenta pigmentación tanto en la cara asulcada como sulcada. La pigmentación suele ser intensa ocupando la mayor parte del surco espermático.

*Phymaturus querce* es el único representante que presenta menor grado de intensidad en la pigmentación ocupando la media entre los lóbulos en la cara asulcada y el ápice del surco espermático.

- Grupo *P. patagonicus*. Todas las especies analizadas en este estudio pertenecientes a este grupo presentan hemipenes sin pigmentos. En general presentan la región proximal de la cara asulcada lisa y la distribución de la ornamentación abarca la mitad del órgano. El número de divisiones (laminas) que presenta el surco en el ápice siempre son numerosas (mayor a 20) (Figura 9 C y D).



**Figura 9.** Muestra la cara asulcada y sulcada de representantes del genero *Phymaturus*. A y B. *P. palluma* MCN 2894 representante del grupo *palluma*. C y D, *P. patagonicus* representante del grupo *patagonicus*. Los números corresponden a los caracteres y en paréntesis sus estados. carácter 0 (1) cara asulcada ornamentada con cálices; carácter 1(1) cara sulcada ornamentada con cálices; carácter 2 (0) pigmentos en la cara asulcada; carácter 4(0) pigmentos en la cara sulcada; carácter 7 (0) surco espermático abierto; carácter 9 (1) cálices alcanzan la región media del hemipene; carácter 10 (0) cálices ocupan el tercio superior del hemipene; carácter 11 (0) número de láminas menos a 15; carácter 11 (1) número de láminas mayores a 20; carácter 12 (0) forma ovalada de la división del surco; carácter 12(2) forma redondeada de la división del surco. Escala 2mm.

#### Lista de caracteres para *Phymaturus*

- 0) Tipo de ornamentación en la cara asulcada: plicas (0) cálices (1).
- 1) Tipo de ornamentación en la cara sulcada: plicas (0) cálices (1)
- 2) Pigmentos en la cara asulcada: presentes (0) ausentes (1)
- 3) Distribución de los pigmentos en la cara asulcada: sobre los lóbulos (0) región media (1) todo el hemipene (2)
- 4) Pigmentos en la cara sulcada: presente (0) ausente (1)
- 5) Distribución de los pigmentos en la cara sulcada: en el ápice (0) todo el surco (1) toda el hemipene (2)
- 6) Forma del hemipene: alargada (0) redondeado (1). La forma del hemipene es un carácter cualitativo basado en sus proporciones: así si el largo predomina sobre el ancho es de forma alargada mientras que redondeado hace referencia a un hemipene casi tan ancho como largo.

- 7) Surco espermático: abierto (0) cerrado (1) semi cerrado (2). Surco espermático abierto hace referencia a que uno de los labios del surco espermático se encuentra mas desarrollado y cierra el surco, semi cerrado uno de los labios del surco espermático se encuentra desarrollado por no llega a cerrar completamente el surco espermático. Y abierto cuando ninguno de los labios del surco se encuentra desarrollado.
- 8) Región proximal de la cara asulcada: Rugosa (0) Lisa (1).
- 9) Distribución de los cálices en cara asulcada: tercio superior (0) mitad (1). La ornamentación se encuentra distruibuida en el tercio superior o región distal, o alcanza la línea media del hemipene.
- 10) Distribución de los cálices en cara sulcada: tercio superior (0) mitad (1)
- 11) Número de láminas en el ápice: menos de 15 (0) más de 20 (1). Se cuentan el numero de cortes transversales que presentan los labios del surco espermático. Para unificar se cuenta el labio externo del lóbulo derecho.
- 12) Forma del bulto en donde se bifurca el surco espermático: ovalado (0) triangular (1) redondeado (2).
- 13) Hemipene en vista lateral: recto (0) semi curvado (1) curvado (2).

## HIPOTESIS FILOGENÉTICA CONSTRUIDA USANDO SOLO LOS CARACTERES

### HEMIPENEAOS EN *Liolaemus*

El árbol obtenido presento 12,69 de ajuste. Los números en las ramas del árbol corresponden al numero de caracter y los números entre paréntesis corresponden a su estado (ver lista de caracteres) (Figura 10).

Recuperamos el género *Phymaturus* como monofilético, apoyado por la presencia de cálices uniformes sobre el tronco y los lóbulos de la cara asulcada (Carácter 27 y 28).

El género *Liolaemus* se recupera como monofilético con el apoyo de cinco sinapomorfias: una relación más alta entre la longitud del hemipene y el SVL (Carácter 0). Proporción más baja entre el ancho del surco espermático y la longitud del hemipene (Carácter 3). Menor relación entre el ancho de la región proximal y la región media con respecto a la longitud del hemipene (Caracteres 4 y 5). El hemipene de las especies de *Liolaemus* es más tubular que los hemipenes de las especies de *Ctenoblepharys* y *Phymaturus* (Carácter 10).

El subgénero *Liolaemus* sensu stricto se recupera como monofilético, apoyado por cuatro sinapomorfias: menor relación entre el ancho de la región proximal y la región media con respecto a la longitud de hemipene (Caracteres 4 y 5). Los cálices de la cara sulcada ocupan la región entre los lóbulos (Carácter 26) y Cálices no son uniformes (Carácter 27).

El grupo *Liolaemus elongatus-petrophilus*: las especies de este grupo se recuperan basalmente dentro del subgénero *Liolaemus*, pero parafilético.

El grupo *Liolaemus alticolor-bibronii* se recupera como monofilético, apoyado por dos sinapomorfias: Ápice en forma de cuerno (Carácter 7) y lóbulos bien desarrollados (Carácter 11).

El subgénero *Eulaemus* se recupera como monofilético, apoyado por dos sinapomorfias: plicas siempre presentes en la cara asulcada (Carácter 16) y la presencia de entre 6 a 8 plicas en la cara sulcada (Carácter 22).

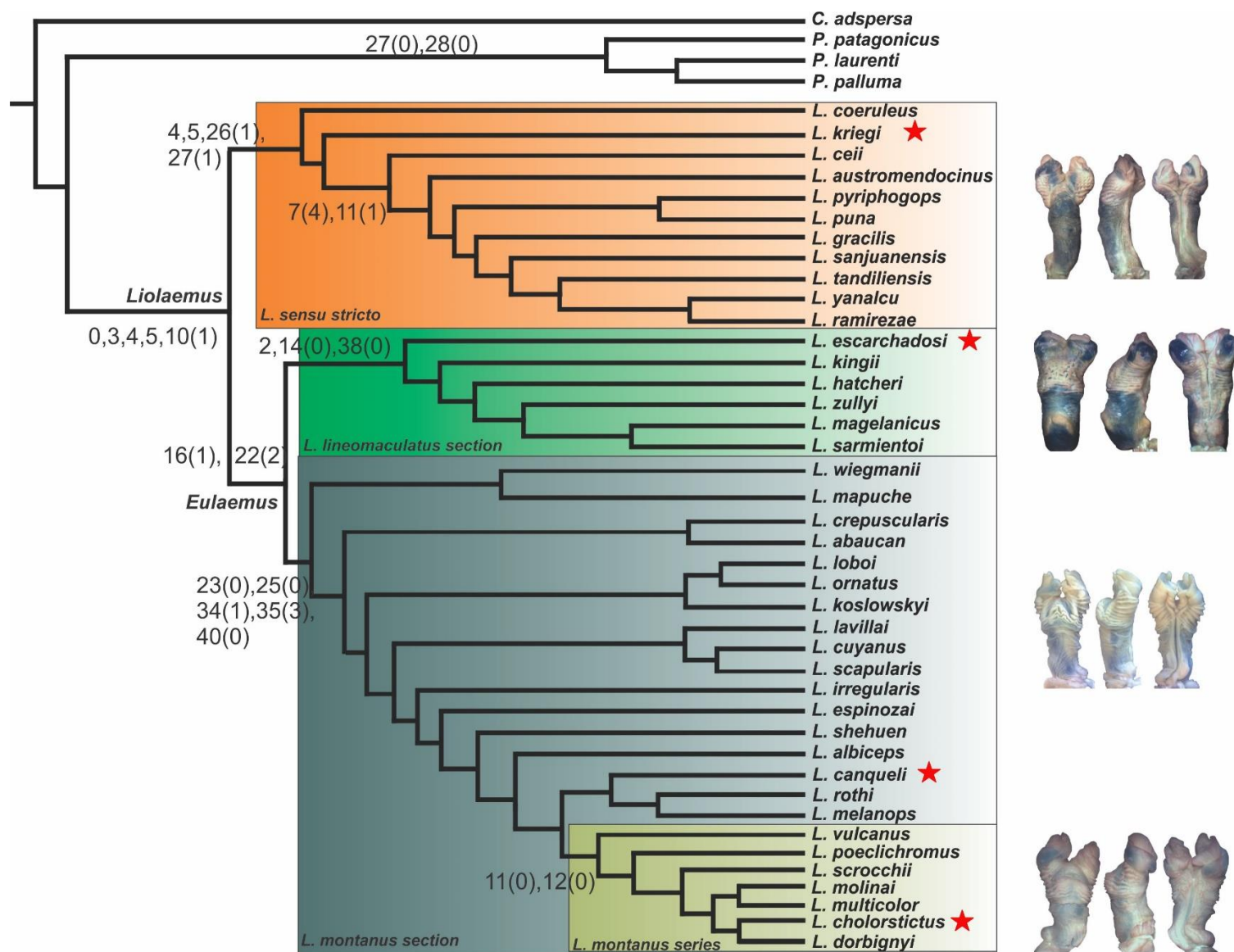
La sección *Liolaemus lineomaculatus* se recupera como monofilético, apoyada por tres sinapomorfias: mayor proporción en la relación entre la distancia donde se bifurca el surco espermático y la longitud del hemipene (Carácter 2); el borde interno del ápice es elíptico (Carácter 14); y la región basal del tronco de la cara asulcada se engrosa (Carácter 38).

La sección de *Liolaemus montanus* se recupera como monofilético, con el apoyo de cinco sinapomorfias: presencia de una pequeña protuberancia en la bifurcación del surco espermático (Carácter 23); cara asulcada ornamentada exclusivamente por plicas (Carácter 25); dos plicas sobre los lóbulos (Carácter 34); cinco volantes discontinuos en la cara asulcada del tronco (Carácter 35); y la cara asulcada muestra una conspicua prominencia en la región media del tronco (Carácter 40).

La serie de *Liolaemus boulengeri* es parafilético, con las especies de la serie *L. montanus* dentro de este grupo.

La serie *Liolaemus montanus* se recupera como monofilético, anidada dentro de la serie *L. boulengeri*. Está respaldada por dos sinapomorfias: lóbulos pobremente desarrollados y unidos (Caracteres 11 y 12).





**Figura 10.** Árbol más parsimonioso recuperado usando solo los caracteres hemipeneanos. Los números en las ramas corresponden a los caracteres y sus estados entre paréntesis (para más detalles sobre los caracteres ver lista de caracteres). Las estrellas corresponden a la especie de la cual está ilustrado el hemipene a la derecha.



## OPTIMIZACIÓN DE LOS CARACTERES HEMIPENEANOS SOBRE LA RECONSTRUCCION INTERESPECÍFICA CONOCIDA PARA *Liolaemus* “METATREE”

Los caracteres de los hemipenes se optimizaron en un metatree, construido en base a las hipótesis filogenéticas más recientes para el género *Liolaemus*. Las relaciones de los taxones terminales estudiados aquí se muestran en la Figura 11. Los números entre paréntesis corresponden al número establecido para cada carácter (ver material suplementario Archivo S2: lista de caracteres) (Figura 11).

El género *Phymaturus* se encuentra soportado por la presencia de hemipenes globulares, mostrando cálices exclusivamente uniformes y simétricos sobre el tronco y el ápice de la cara sulcada y asaltada (Carácter 10, 27).

El género *Liolaemus* se encuentra soportado por una menor relación entre la longitud del hemipene y el SVL (Carácter 0), una relación menor entre el ancho del surco espermático y la longitud del hemipene (Carácter 3), una menor relación entre el ancho de la región proximal media y la distal media región y longitud del hemipene (caracteres 4, 5 y 6) y la forma tubular del hemipene (Carácter 10).

El subgénero *Liolaemus* sensu stricto está soportado por presencia de cálices sobre cara sulcada; los cálices que nunca llegan a los lóbulos (Carácter 26), presencia de cálices no uniformes (Carácter 27) y la región media del tronco de la cara de asulcada muestra un área engrosada (Carácter 39).

Dentro del subgénero *Liolaemus* sensu stricto: El grupo *L. alticolor-bibronii* se apoya por una menor relación entre el ancho del ápice y la longitud del hemipene (Carácter 6) y la presencia de lóbulos apicales desarrollados (Carácter 11). El grupo *L. elongatus-petrophilus* se ve respaldado por la presencia de 4-5 plicas en el tronco de la cara de asulcada (Carácter 22). El grupo de *L. pictus* se soporta por una mayor proporción en la relación entre la longitud de hemipene y el SVL (Carácter 0), una menor relación entre el ancho de la región media y proximal del tronco y la longitud del hemipene (Caracteres 4 y 5),

presencia de un ápice redondeado (Carácter 7), presencia de plicas profundas en el tronco de la cara sulcada (Carácter 20) y los cálices de la cara sulcada son gruesos con bordes ondulados (Caracteres 29 y 30).

El subgénero *Eulaemus* está respaldado por la presencia de exclusivamente plicas en el tronco de la cara de asulcada (Carácter 16).

La sección de *Liolaemus lineomaculatus* es soportada por la forma elíptica del borde interno del ápice (Carácter 14), plicas profundas en la cara sulcada (Carácter 20), y la presencia de un área gruesa en la región proximal del tronco de la cara de asulcada (Carácter 38).

La sección de *Liolaemus montanus* está apoyada por la presencia de una pequeña prominencia en la bifurcación del surco espermático (Carácter 23) y la presencia de una conspicua prominencia en el tronco de la cara asulcada (Carácter 40).

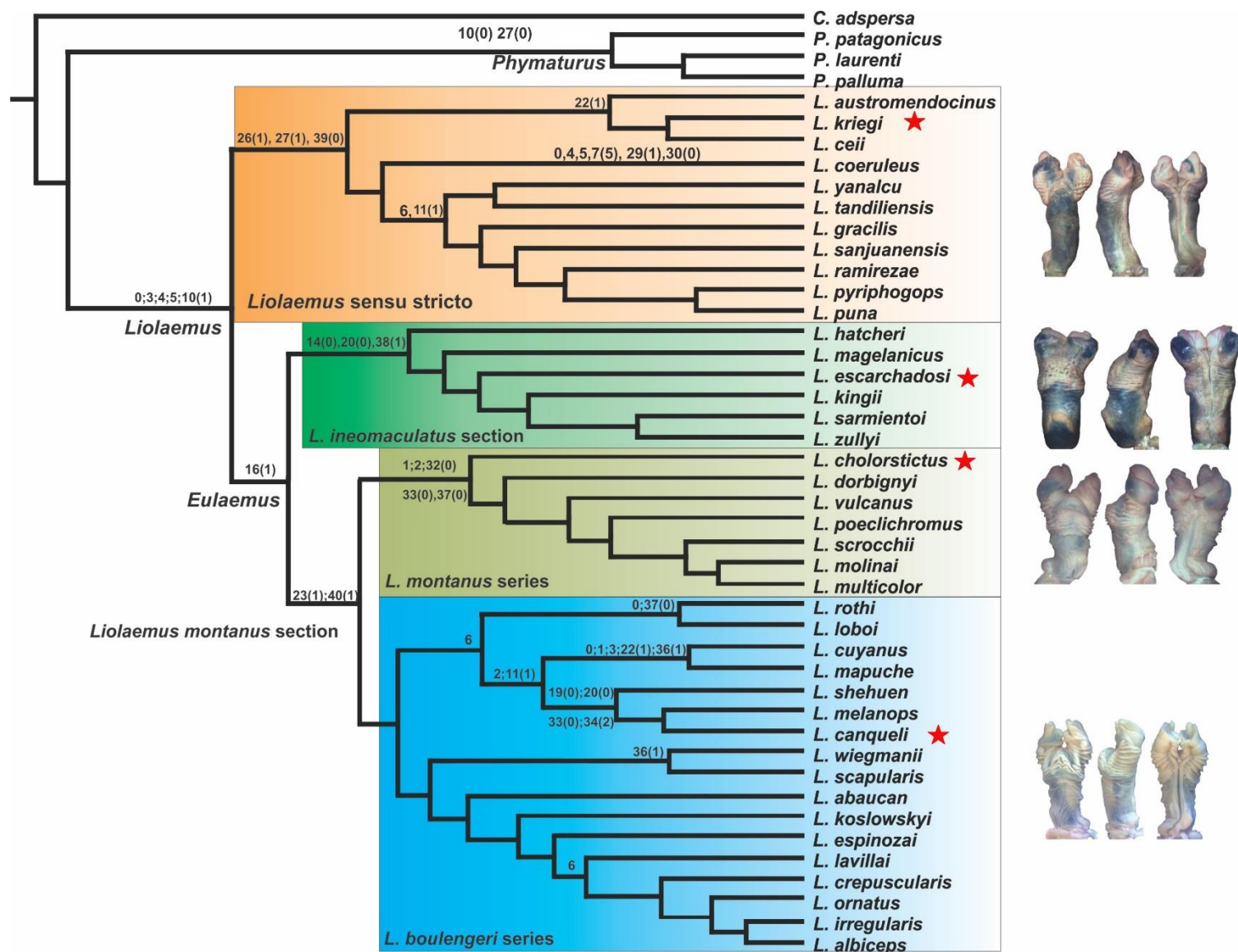
La serie de *Liolaemus montanus* se soporta por una menor relación entre la longitud del surco espermático y la longitud del hemipene (Carácter 1), menor relación entre la distancia donde comienza la bifurcación del surco espermático y la longitud del hemipene (Carácter 2), presencia de plicas aserradas en la región proximal del tronco de la cara de asulcada (Carácter 32), gruesas plicas en el tronco de la cara de asulcada (Carácter 33), la región proximal de la cara asulcada rugosa (base del tronco) (Carácter 37).

La serie *Liolaemus boulengeri* no tiene sinapomorfias. Dentro de la serie de *L. boulengeri*, el grupo de *L. melanops* está respaldado por una menor relación entre el ancho de la región distal del tronco y la longitud del hemipene (Carácter 6). Dentro del grupo *L. melanops*, el grupo *L. telsen* muestra una mayor proporción en la relación entre la longitud del hemipene y el SVL (Carácter 0) y la región proximal rugosa del tronco de la cara de asulcada (Carácter 37). Dentro del grupo *L. melanops*, el grupo *L. goetschi* se apoya por

una mayor proporción en la relación entre la distancia donde comienza la bifurcación del surco espermático y la longitud del hemipene (Carácter 2) y los lóbulos apicales desarrollados (Carácter 11).

El grupo *Liolaemus goetschi* está formado por dos clados: 1) el clado de *L. cuyanus* soportado por la menor relación entre la longitud del hemipene y el SVL (Carácter 0), una mayor proporción en la relación entre la longitud y el ancho del surco espermático y la longitud del hemipene (Caracteres 1 y 3), la presencia de 4-5 plicas en el tronco de la cara sulcada (Carácter 22), y 1-2 plicas continuas en el tronco de la cara asulcada (Carácter 36); y 2) el clado de *L. fitzingerii* sostenido por plicas carnosas en los troncos de la cara sulcada (Carácter 19), plicas profundas en el tronco de la cara sulcada (Carácter 20), las plicas del tronco de la cara asulcada son carnosas (Carácter 33), y la presencia de tres plicas en los lóbulos de la cara asulcada (Carácter 34).

El grupo *Liolaemus laurenti* no tiene sinapomorfias, pero se recuperaron sinapomorfias de un grupo dentro de este. El grupo de *L. wiegmannii* es apoyado por 1-2 plicas continuas en el tronco de la cara asulcada (Carácter 36). El clado de *L. darwinii* no tiene sinapomorfias, pero algunos clados dentro de él son compatibles. El clado de *L. ornatus* presenta una menor relación entre la longitud del hemipene y el SVL (Carácter 0).



**Figura 11.** “Metatree” construido a partir de las más recientes hipótesis filogenéticas propuestas para la familia Liolaemidae (Schulte et al. (2000); Espinoza et al. (2004); y Pyron et al. (2013) para todo el género. Avila et al. (2006); y Abdala (2007) para la serie *L. boulengeri*. Lobo (2001, 2005); Avila et al. (2015); y Quinteros (2013) para el subgénero *Liolaemus*. Los números corresponden a los caracteres y sus estados están en paréntesis (lista de caracteres para más detalles). Los recuadros a colores indican los distintos grupos dentro de *Liolaemus* y las estrellas dentro indican la especie a la que corresponde la figura del hemipene que representa el grupo.

## HIPOTESIS FILOGENÉTICA CONSTRUIDA USANDO SOLO LOS CARACTERES

HEMIPENEANOS EN *Phymaturus*

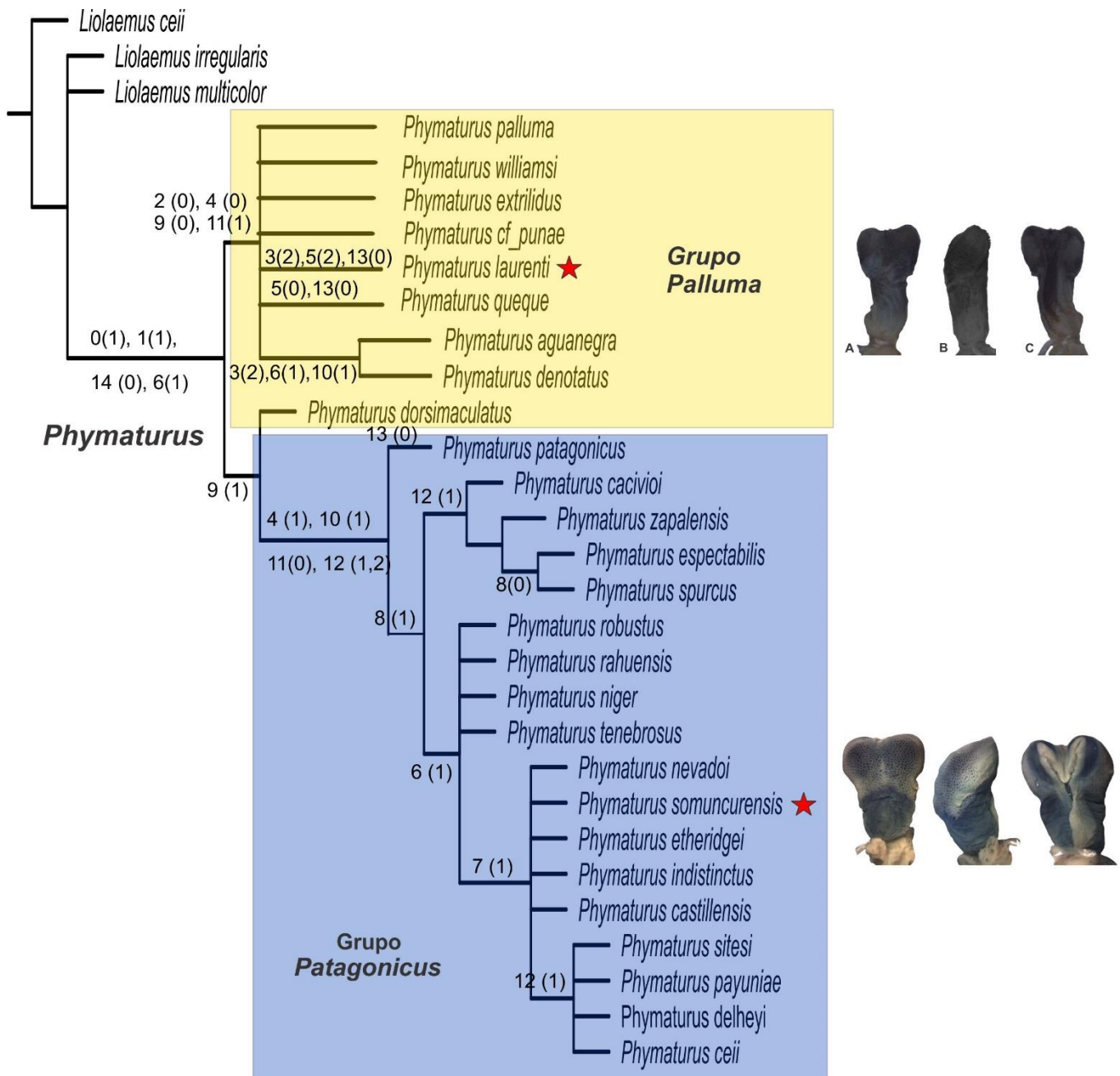
Se obtuvieron 10 árboles más parsimoniosos con los cuales realizamos un consenso estricto para obtener un árbol que contenga todas las topologías posibles. Los números entre paréntesis corresponden al número de estado (ver matriz en material suplementario S3) (Figura 12).

Se recuperó el género *Phymaturus* como monofilético, soportado por la presencia de cálices tanto en la cara asulcada y sulcada (carácter 0 y 1), además de la presencia de melanismo (pigmentos) (carácter 4) que luego es revertido en el grupo *patagonicus*, la presencia de la región proximal de la cara asulcada rugosa (carácter 8) y hemipenes curvados (carácter 13).

El grupo *palluma* resulta parafilético ya que no contiene a *P. dorsimaculatus*. Sin embargo, la mayoría de las especies de este grupo se soportan por presencia de pigmentos en la cara asulcada, sulcada con distintos grados de intensidad (carácter 2 y 4). La distribución de los calices en la cara asulcada esta dispuesta en el tercio superior (región distal) del hemipene (carácter 9), y el número de laminas en el apice es mayor a 20 (carácter 11). *P. dorsimaculatus* comparte con los representantes del grupo *patagonicus* la distribución de la ornamentación, la cual alcanza la mitad del hemipene mientras que en el grupo *palluma* se localiza en el tercio superior.

El grupo *patagonicus* se recupera como monofilético, soportado por: ausencia de pigmentos en la cara sulcada (carácter 4) distribución de los cálices que alcanza la región media de los hemipenes (carácter 10), el número de láminas en la región apical del surco espermático siempre es mayor a 20 (carácter 11) y forma triangular o redondeada nunca ovalada en la bifurcación del surco espermático (carácter 12).

Se recuperan agrupaciones internas dentro de estos dos grandes grupos, pero no los reconocidos por la sistematica tradicional.



**Figura 12.** Árbol más parsimonioso recuperado usando solo los caracteres hemipeneanos del genero *Phymaturus*. Árbol obtenido a partir de un consenso stricto entre todos los arboles más parsimoniosos que se encontraron al correr los caracteres hemipeneanos. Los colores corresponden a los

dos grandes grupos dentro del género *Phymaturus*, grupos *palluma* y *patagonicus*. Los números corresponden a los caracteres y entre paréntesis los estados. Para ver detalles de los caracteres y sus estados ver lista de caracteres. Las estrellas indican la especie a la que pertenece el hemipene ilustrado a su lado.

### OPTIMIZACIÓN DE LOS CARACTERES HEMIPENEANOS SOBRE LA RECONSTRUCCION INTERESPECÍFICA CONOCIDA PARA *Phymaturus* “METATREE”

Los hemipenes se optimizaron en un metatree, construido en base a las hipótesis filogenéticas más recientes para el género *Phymaturus* (Lobo et al. 2016 y 2018) (Figura 13). Las relaciones de los taxones terminales estudiados aquí se muestran en la Figura 13. Los números entre paréntesis corresponden al número establecido para cada carácter (ver lista de caracteres). Se optimizo únicamente los caracteres hemipeneanos.

El género *Phymaturus* se encuentra soportado por la presencia de hemipenes con presencia exclusiva de cálices como ornamentación tanto de la región asulcada como sulcada (carácter 0 y 1), presencia de un hemipenes globulares que se doblan en forma de ganchos (carácter 13).

El grupo *palluma* se caracteriza por la presencia de pigmentos en la cara asulcada y/o en la cara sulcada (carácter 4). La distribución de los calices esta limitada al tercio superior (carácter 9). Además, el número de laminas apicales en el surco espermático nunca superan los 15 (carácter 11).

En el clado *vociferator* los pigmentos solo están presentes en la cara sulcada en el ápice del surco espermático (carácter 4).

Mientras que en el clado *querque* la distribución de los pigmentos se encuentra tanto en la cara asulcada como sulcada (carácter 2 y 4). Dentro del clado *querque*:



*Phymaturus querce* presenta hemipenes rectos (carácter 13). El sub clado *roigorum* representado por *P. palluma*, se caracteriza por pigmentos restringidos a la región entre los lóbulos (carácter 3).

El sub clado *malimaccii* se caracteriza por que la distribución de los pigmentos en la cara sulcada esta abarca la mayor parte del surco espermático y la cara de la región sulcada (carácter 5).

El linaje *antofagastensis* se caracteriza por que los pigmentos se distribuyen en toda la cara asulcada, y cara sulcada (carácter 3 y 5).

Para el linaje *punae* no se recuperaron sinapomorfias.

El grupo *patagonicus* se encuentra soportado por ausencia de pigmentos en la cara asulcada y sulcada (carácter 2 y 4), en general las especies presentan morfología globular de los hemipenes y la presencia de los cálices alcanza la línea media (carácter 6 y 9). El número de láminas apicales siempre es mayor a 20 (carácter 11).

El grupo *indistinctus* se caracteriza por presentar hemipenes curvados (carácter 13).

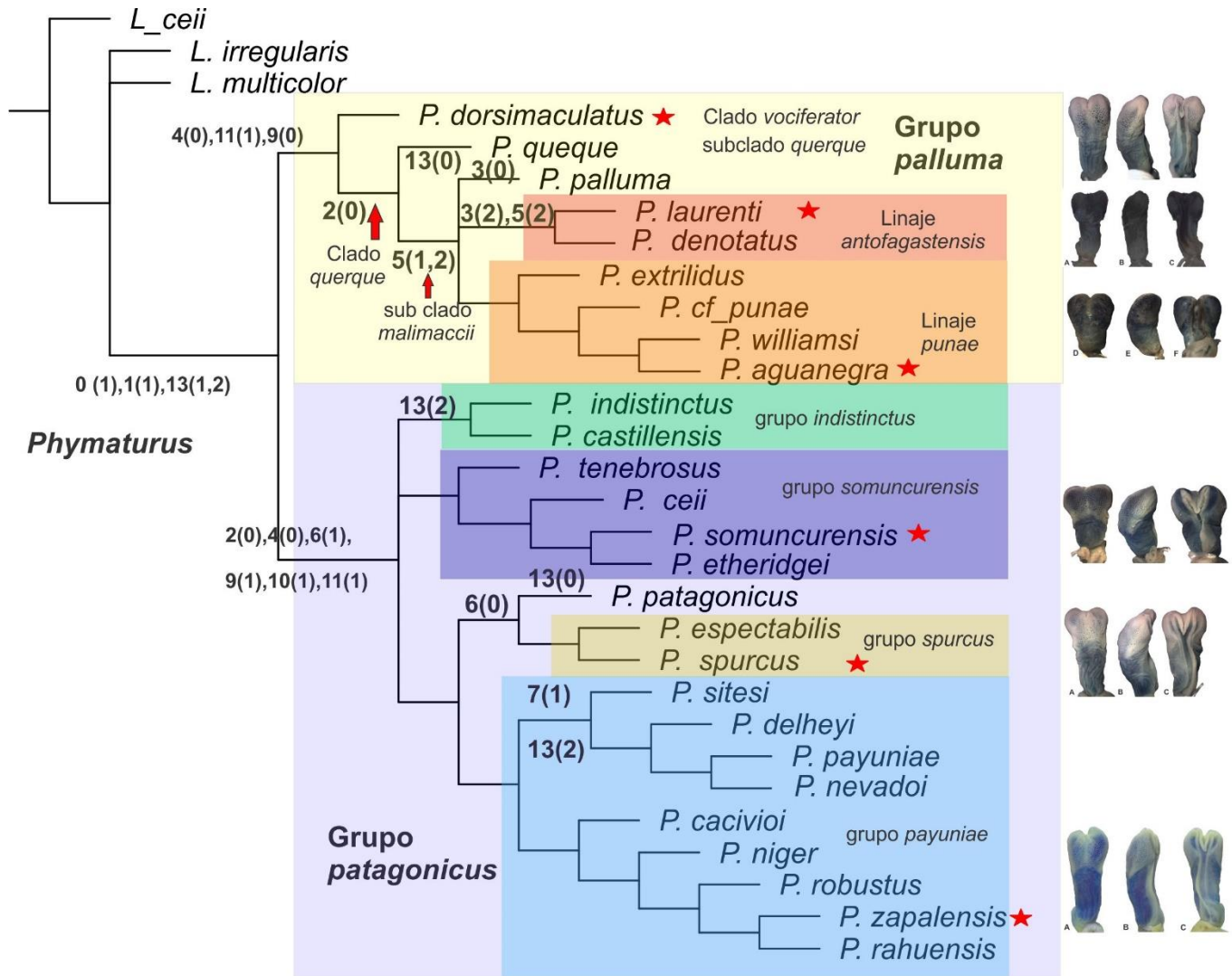
El grupo *tenebrosus* no presenta sinapomorfias de caracteres hemipeneanos.

*Phymaturus patagonicus* se caracteriza por presentar hemipenes rectos (carácter 13)

El grupo *spurcus* no presenta sinapomorfias, pero junto con *Phymaturus patagonicus* se caracterizan por presentar forma alargada de los hemipenes (carácter 6).

El grupo *payuniae* no presenta sinapomorfias, pero su clado norte se caracteriza por presentar hemipenes fuertemente curvados en forma de gancho y presentar el surco espermático cerrado en su región proximal (carácter 7 y 13).





**Figura 13.** Optimización de los caracteres hemipeneanos en un Metatree reconstruido a partir de las hipótesis filogenéticas de Lobo et al. (2016) y Lobo et al. (2018). Los números corresponden a los caracteres y entre paréntesis los estados. Para más detalle ver lista de caracteres. Los colores corresponden a los grupos dentro del género. Las estrellas rojas indican la especie a la que pertenece el hemipene ilustrado a su lado.

## ANÁLISIS COMBINADO

Se realizaron dos análisis un metatree con mapeo de caracteres hemipeneanos (Figura 14A) y una filogenia contruida en base a caracteres hemipeneanos (Figura 14B). Se obtuvo resultados similares a los análisis independientes descriptos anteriormente.

El género *Liolaemus* se recupera como parafilético ya que contiene a *Ctenoblepharys*.

El subgénero *Liolaemus* sensu stricto se recupera como monofilético, apoyado por cinco sinapomorfias: 18, 20, 22, 23 Y 30.

El grupo *Liolaemus elongatus-petrophilus*: las especies de este grupo se recuperan basalmente dentro del subgénero *Liolaemus*, pero parafilético.

El grupo *Liolaemus alticolor-bibronii* se recupera como monofilético, apoyado por dos sinapomorfias: 7 Y 14.

El subgénero *Eulaemus* se recupera como parafiletico, ya que contiene a *Ctenoblepharys*. Esta realcion se soporta por: 19.

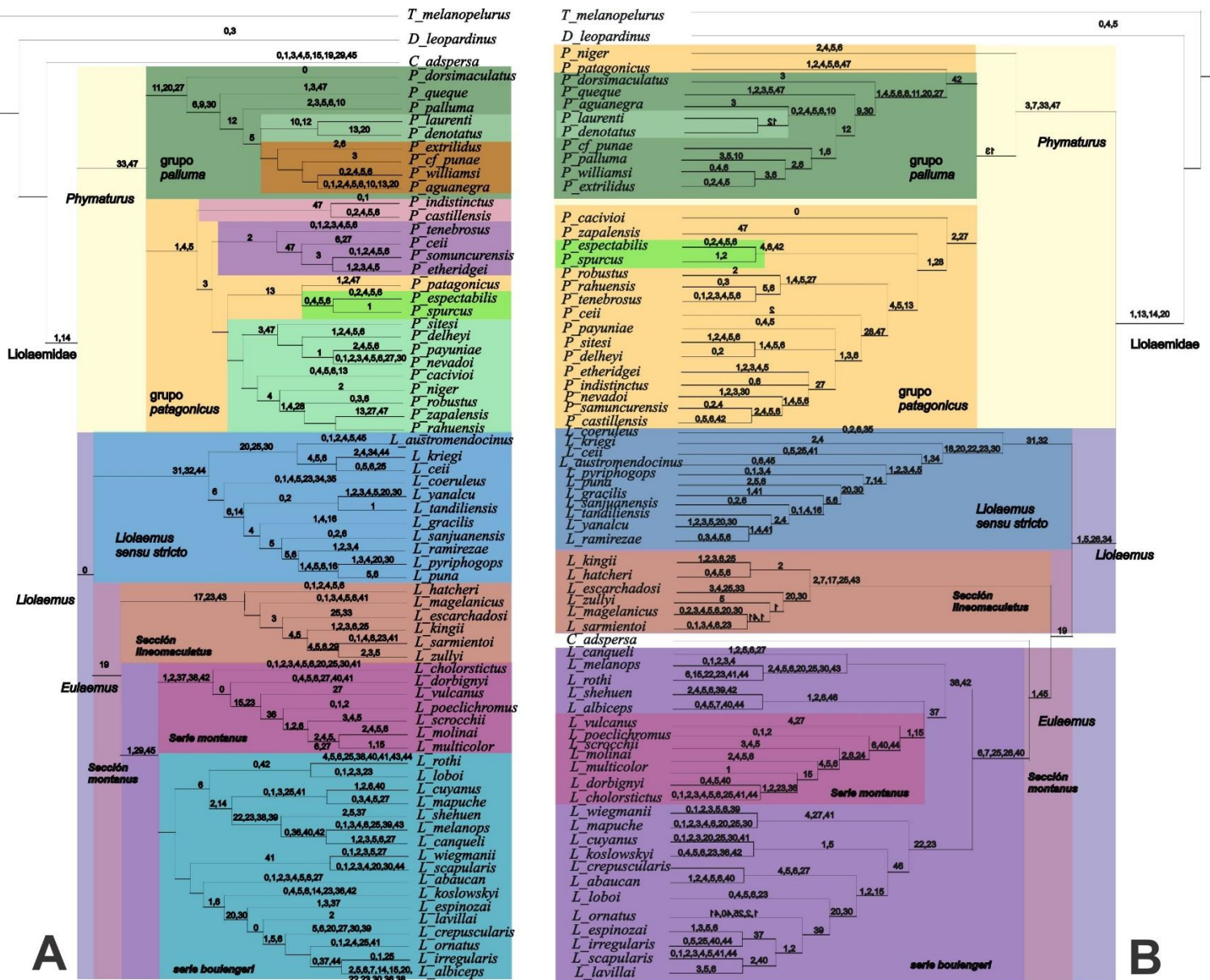
La sección *Liolaemus lineomaculatus* se recupera como monofilético, apoyada por cinco sinapomorfias: 2, 7, 17, 25 y 43.

La sección de *Liolaemus montanus* se recupera como monofilético, con el apoyo de cinco sinapomorfias: 6, 7, 25, 26 y 40. Dentro de esta sección la serie de *Liolaemus boulengeri* resulta parafilético, porque la serie *L. montanus* se anida dentro de este grupo.

Se recuperó el género *Phymaturus* como monofilético, soportado por 3, 7, 33 y 47

El grupo *palluma* se recupera como monofilético. Soportado por 1, 4, 5, 6, 8, 11, 20 y 27.

El grupo *patagonicus* resulta parafilético, ya que *P. niger* se recupera como basal a *Phymaturus* y *P. patagonicus* al grupo *palluma*. Dentro del grupo *P. patagonicus*, se recupera el clado *spurcus*.



**Figura 14.** A, metatree reconstruido en base a propuestas filogenéticas mas aceptadas con mapeo de los caracteres hemipeneanos (Abdala (2007); Avila et al. (2006; 2015); Espinoza et al. (2004); Lobo (2001, 2005); Pyron et al. (2013); Schulte et al. (2000); y Quinteros (2013) para el genero *Liolaemus*. Lobo et al. (2016, 2018) para el género *Phymaturus*. B, Arbol filogenético contruido en base a caracteres hemipeneanos. Los distintos colores indican los grupos internos de *Liolaemus* y *Phymaturus*. los números corresponden a los caracteres.

Lista de caracteres

0. Relación entre la longitud del hemipene y la longitud hocico-cloaca (SVL).
1. Relación entre la longitud del surco espermático y la longitud del hemipene.
2. Relación entre la distancia donde bifurca el surco espermático y la longitud del hemipene.
3. Relación entre el ancho del surco espermático y la longitud del hemipene.
4. Relación entre el ancho de la región proximal y la longitud del hemipene.
5. Relación entre el ancho de la región media y la longitud del hemipene.
6. Relación entre el ancho de la región distal y la longitud del hemipene.
7. Forma del ápice: forma de concha (0) (Fig. 7C); forma de valva (1) (Fig. 8C); forma redondeada (2) (Fig. 8F); forma de copa (3) (Fig. 7F, I); forma de cuernos (4) (Fig. 8I); sin ornamentación (5); con laminas (6) solo presentes en el género *Phymaturus*.
8. Número de laminas en el ápice: menos de 15 (0) más de 20 (1). Solo presentes en el género *Phymaturus*.
9. Presencia de pigmentos: presente (0) ausente (1). Solo presente en el grupo *Phymaturus palluma*.
10. Forma del hemipene: Globosa (0) tubular (1). Globosa está presente en *Ctenoblepharys* y *Phymaturus*. tubular en *Liolaemus*. Globosa hace referencia a una forma en la cual el ancho de la región media es mayor que al del apice y base del hemipene. Forma tubular hace referencia a que el ancho del hemipene es similar a lo largo del hemipene.
11. Pigmentos en la cara asulcada: presentes (0) ausentes (1)
12. Distribución de los pigmentos en la cara asulcada: sobre los lóbulos (0) región media (1) todo el hemipene (2)
13. Distribución de los pigmentos en la cara sulcada: en el ápice (0) todo el surco (1) toda el hemipene (2)

14. Lóbulos apicales: pobremente desarrollados (0), desarrollados (1), Bien desarrollados (2)
15. Lóbulos apicales: unidos (0); separados (1).
16. Borde interno del ápice: engrosado (0) (Fig. 7C, F, I y 8F); no engrosado (1) (Fig. 8C).
17. Borde interno y externo diferenciados: si (0) no (1).
18. Forma del borde interno del ápice: elíptico (0) (Fig. 7C); no elíptico (1) (Fig. 7F, I y 8F).
19. Borde interno del ápice: alargado (0) (Fig. 8C); no alargado (1).
20. Ornamentación sobre la cara sulcada: ausente (0); plicas (1) (Fig. 7C, F, I y 8C)); cálices (2) (Fig. 8 C y F).
21. Ornamentaciones en la cara sulcada: la ornamentación esta ubicada en el tercio superior del hemipene (0); la ornamentación llega hasta la región media (1); la ornamentación llega hasta la región proximal (2).
22. Distribución de los cálices en la cara sulcada: sobre los lóbulos (0) (Fig. 8F); nunca sobre los lóbulos (1).
23. Cara sulcada con plicas: carnosas (0) (Fig. 7C, I); delgadas (1) (Fig. 7F).
24. Cara sulcada con plicas: profundas (0) (Fig. 7C, I); superficiales (1) (Fig. 7F).
25. Cara sulcada con plicas: aserradas (0) (Fig. 7 I); lisas (1) (Fig. 7 F).
26. Número de plicas en la cara sulcada: de cero a dos (0); cuatro o cinco (1); seis a ocho (2); nueve a diez (3); doce (4).
27. Pequeño bulto en la bifurcación del surco espermático: presente (0) (Fig. 7 C, F, I); ausente (1) (Fig. 8 C, I).
28. Forma del pequeño bulto en la bifurcación del surco espermático: redondeado (0) (Fig. 7 F); triangular (1); ovalado (2) (Fig. 7 I).

29. Ornamentación sobre la cara asulcada: Plicas (0) (Fig. 7 D, G); cálices (1) (Fig. 7 A 8 A, D, G).
30. Surco espermático: abierto (0) cerrado (1) semicerrado (2)
31. Distribución de los cálices sobre la cara asulcada: sobre los lóbulos (0) (Fig. 8 D); nunca sobre los lóbulos (1) (Fig. 7 A).
32. Distribución de los cálices en cara asulcada: tercio superior (0) mitad (1)
33. Cálices de la cara asulcada: uniformes (0) (Fig. 7 A); no uniformes (1) (Fig. 8 A, D, G).
34. Cálices de la cara asulcada: superficiales (0) (Fig. 8 A, G); profundos (1) (Fig. 8 D).
35. Calices de la cara asuclada: delgados (0) (Fig. 8 G); carnosos (1) (Fig. 6 y 7A).
36. Cálices de la cara asulcada: ondulados (0) (Fig. 8D); no ondulados (1) (Fig. 8A, G).
37. Plicas de la cara asulcada: profundas (0) (Fig. 7 G); superficiales (1) (Fig. 7 D).
38. Plicas sobre la cara asulcada: aserradas (0) (Fig. 7 G); lisas (1) (Fig. 7 D).
39. Plicas de la cara asulcada: carnosos (0) (Fig. 7 G); delgados (1) (Fig. 7 G).
40. Número de plicas en los lóbulos de la cara asulcada: cero (0); dos (1); tres (2); cuatro (3).
41. Número de plicas discontinuas en la cara asulcada: cero–dos (0); tres (1); cuatro (2); cinco (3); seis (4).
42. Número de plicas continuas sobre la cara asulcada: cero (0); una–dos (1); tres–cuatro (2); cinco (3); siete (4); veinte (5).
43. Región proximal de la cara asulcada: rugosa (0) (Fig. 7 D, G); lisa (1) (Fig. 6, 7 A, y 8 A, D, G).
44. Engrosamiento en la región proximal de la cara asulcada: presente (0) (Fig. 6 y 7A); ausente (1) (Fig. 7 D, G y 8 A, D, G).
45. Engrosamiento en la región media de la cara asulcada: presente (0); ausente (1).



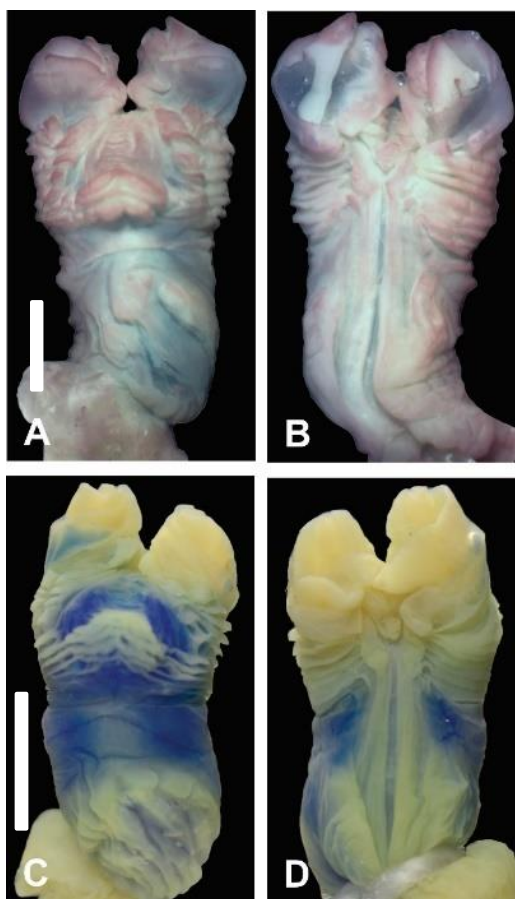
46. Prominencia en forma de joroba en la región media de la cara asulcada: presente (0) (Fig. 7 E, H); ausente (1) (Fig. 6, 7 B y 8 B, E, H).
47. Forma de la prominencia en forma de joroba: curvado hacia el ápice (0) (Fig. 7 E); redondeada (1) (Fig. 7 H); curvada hacia la base del órgano (2); pronunciado hacia arriba (3).
48. Hemipene en vista lateral: recto (0) semi curvado (1) curvado (2).

## IMPORTANCIA DE LA MORFOLOGÍA HEMIPENEANA EN LA DIAGNOSIS DE ESPECIES

Se compararon especies cercanas filogenéticamente (hermanas) en análisis basados en morfología tradicional y/o moleculares, con el objetivo de dilucidar el papel de la morfología del hemipene como carácter taxonómico. Se realizaron comparaciones entre conjuntos de especies de ambos subgéneros de *Liolaemus*: *L. albiceps* vs *L. irregularis*; *L. ornatus*, *L. crepuscularis* y *L. lavillai*; *L. multicolor*, *L. molinai* y *L. poecilochromus*; *L. vulcanus* vs *L. dorbignyi* (*Eulaemus*); *L. puna* vs *L. pyriphlogos*, y *L. gracilis* vs *L. tandiliensis* (subgénero *Liolaemus*). Si bien según los análisis filogenéticos *L. ornatus* es mas cercana a *L. albiceps* y *L. irregularis* que *L. crepuscularis* y *L. lavillai* realizamos esta comparación ya que estas ultimas se encontraban asignadas como *L. ornatus*, de la misma manera se compara *L. vulcanus* vs *L. dorbignyi* y *L. tandiliensis* vs *L. gracilis* ya que se entraban asignadas como *L. dorbignyi* y *L. gracilis* respectivamente. Además, se realizaron comparaciones entre especies cercanas en el género *Phymaturus*: grupo *palluma*: *P. williamsi* y *P. aguanegra*, *P. laurenti* y *P. denotatus* grupo *patagonicus*: *P. spectabilis* y *P. spurcus*, *P. payunia* y *P. nevadoi*, *P. zapalensis* y *P. rahuensis*.

*Liolaemus albiceps* vs *L. irregularis* (Figura 15): *L. albiceps* muestra una mayor proporción en la relación entre la distancia donde comienza la bifurcación del surco espermático y la longitud del

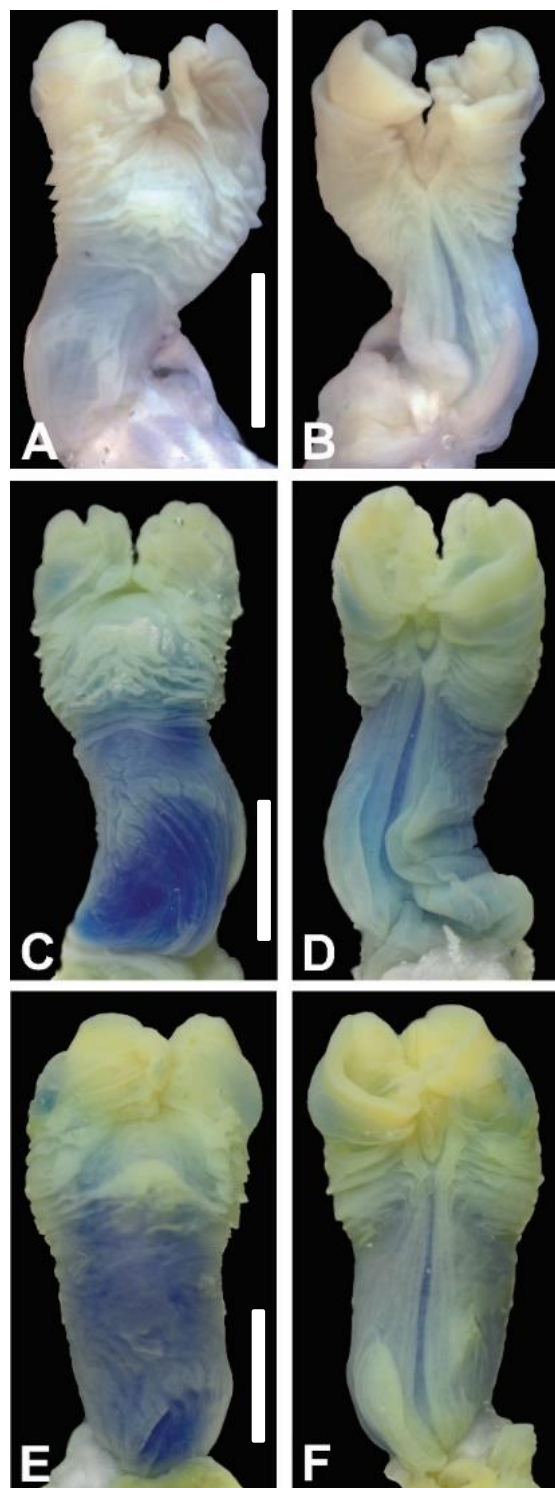
hemipene; una mayor proporción en la relación entre el ancho de la región media y distal del tronco y la longitud del hemipene. Estos últimos estados de carácter dan cuenta que el hemipene de *L. albiceps* es más robusto que el de *L. irregularis*. Además, los lóbulos del ápice están más desarrollados en *L. albiceps*. Las plicas son gruesas en *L. albiceps*, pero superficiales en *L. irregularis*. Las plicas del tronco de la cara asulcada son aserradas en *L. albiceps*, mientras que son lisas en *L. irregularis*. Los hemipenes de *L. irregularis* son más pequeños que los de *L. albiceps* (la relación entre la longitud de hemipene y SVL es 0.09 vs. 0.06). El tronco de la cara sulcada de *L. irregularis* muestra 4-5 volantes, mientras que *L. albiceps* presenta 6-8.



**Figura 15.** Comparación de la morfología hemipeneana entre *L. albiceps* y *L. irregularis*. A y B *L. albiceps*, A, cara asulcada y B, cara sulcada. C y D, *L. irregularis*, C, cara asulcada y D, cara sulcada. Escala 2mm.

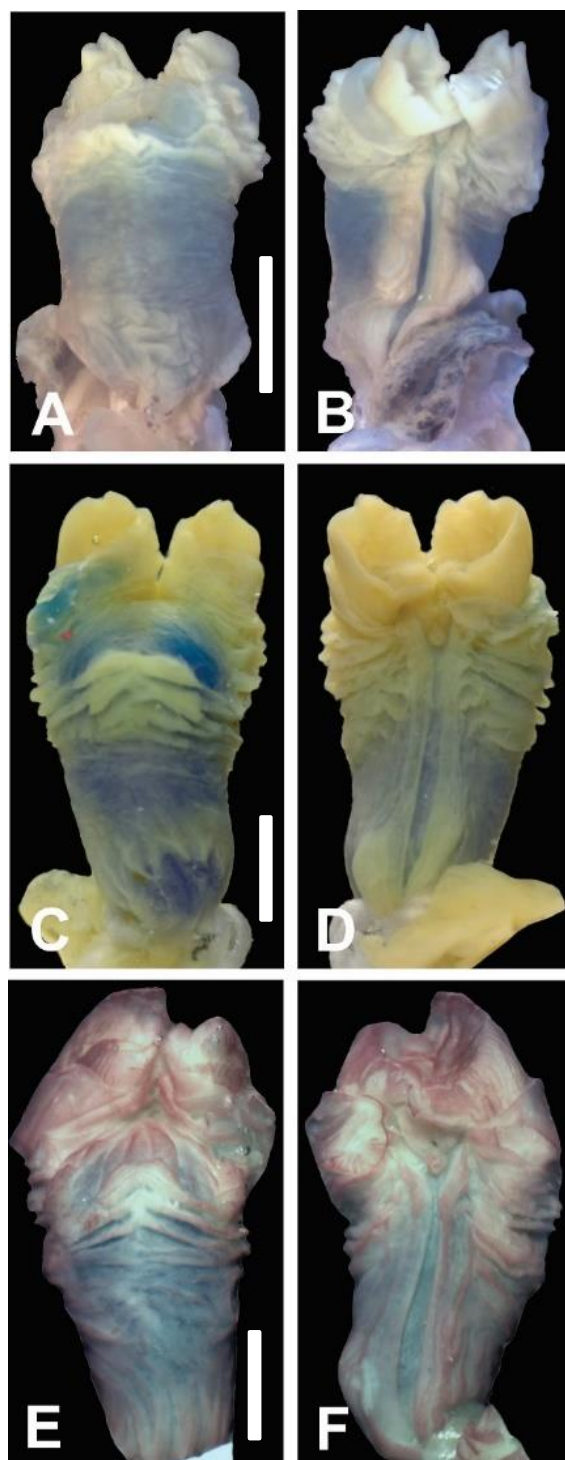


*Liolaemus crepuscularis*, *L. lavillai* y *L. ornatus* (Figura 16). La diferencia es que *L. lavillai* y *L. crepuscularis* muestran 6-8 plicas en el tronco de la cara sulcada, mientras que *L. ornatus* muestra entre 9-10. La pequeña prominencia en la bifurcación del surco espermático es redondeada en *L. ornatus* y *L. lavillai*, y triangular en *L. crepuscularis*. Hay cuatro plicas no continuas en el tronco de la cara asulcada en *L. lavillai*, cinco en *L. crepuscularis* y seis en *L. ornatus*. El número de plicas en el tronco de la cara asulcada en *L. crepuscularis* y *L. lavillai* es de 3-4, mientras que en *L. ornatus* hay 5. La región proximal (base de hemipene) de la cara de asulcada es lisa en *L. lavillai* y *L. crepuscularis*, pero rugosa en *L. ornatus*.



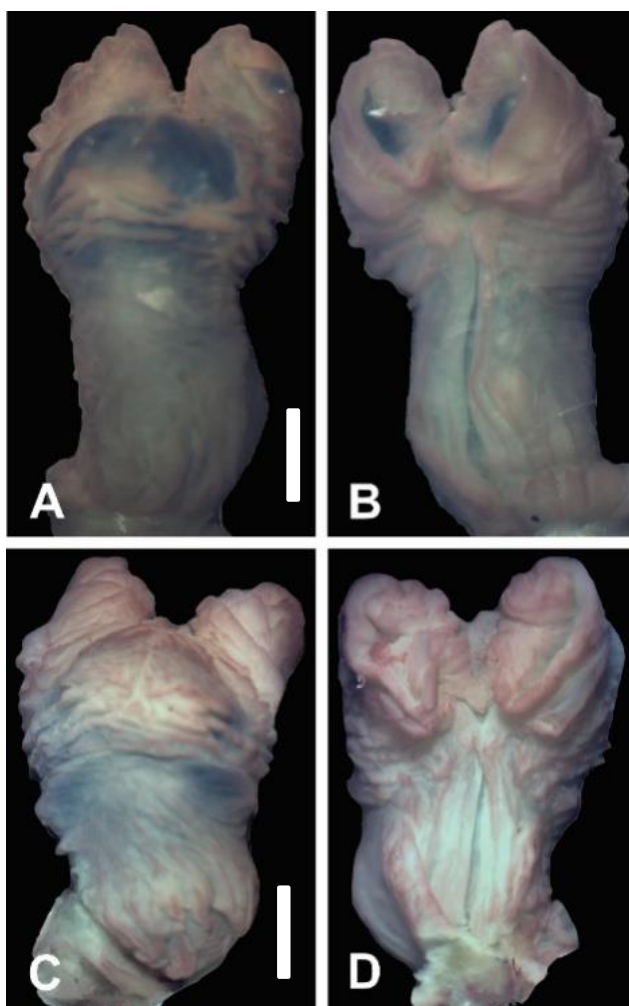
**Figura 16.** comparación de la morfología de los hemipenes entre *L. crepuscularis*, *L. lavillai*, y *L. ornatus*. A y B *L. crepuscularis*, A, cara asulcada y B, cara sulcada. C y D, *L. lavillai*, C, cara asulcada y D, cara sulcada. E y F *L. ornatus*, E, cara asulcada y F, cara asulcada. Escala 2mm.

*Liolaemus molinai*, *L. multicolor* y *L. poecilochromus* (Figura 17). Los lóbulos apicales están unidos en *L. poecilochromus* y *L. molinai*, mientras que en *L. multicolor* están separados. En *L. molinai*, las ornamentaciones de la cara sulcada no alcanzan la línea media del tronco del hemipene, mientras que en *L. multicolor* y *L. poecilochromus* van más allá de la línea media. La presencia de plicas dentadas en el tronco de la cara de asulcada distingue a *L. molinai* y *L. multicolor* de *L. poecilochromus* (plicas lisas). El número de plicas en el tronco de la cara asulcada es 1-2 en *L. molinai*, 3-4 en *L. poecilochromus* y 5 en *L. multicolor*.



**Figura 17.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *L. molinai*, *L. multicolor*, y *L. poecilochromus*. A y B *L. molinai*, A, cara asulcada y B, cara sulcada. C y D, *L. multicolor*, C, cara asulcada y D, cara sulcada. E y F *L. poecilochromus*, E, cara asulcada y F, cara sulcada. Escala 2mm.

*Liolaemus vulcanus* vs *L. dorbignyi* (Figura 18). En *L. vulcanus* las plicas en los troncos de la cara sulcada son profundas, y superficiales en *L. dorbignyi*. La pequeña prominencia en la bifurcación del surco espermático es oval en *L. vulcanus*, mientras que triangular en *L. dorbignyi*. Además, *L. vulcanus* muestra cinco plicas discontinuas y tres continuas en el tronco de la cara asulcada, tres y cinco (respectivamente) en *L. dorbignyi*. Además, *L. vulcanus* tiene ocho plicas en el tronco de la cara sulcada, y seis en *L. dorbignyi*.

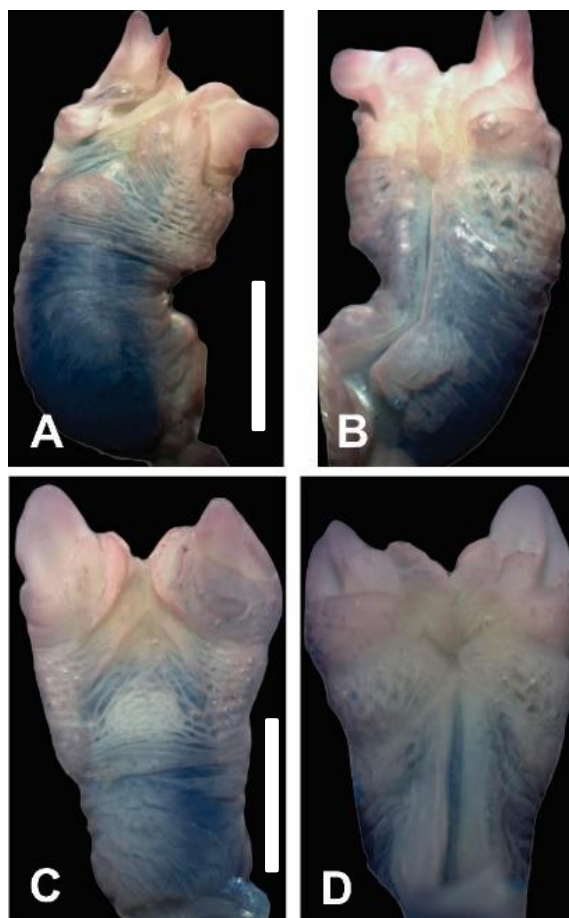


**Figura 18.** Comparación de la morfología hemipeneana entre *L. vulcanus* y *L. dorbignyi*. A y B *L. vulcanus*, A, cara asulcada y B, cara sulcada. C y D, *L. dorbignyi*, C, cara asulcada y D, cara sulcada.

Escala 2mm.

*Liolaemus puna* vs *L. pyriphlogos*. La relación entre el ancho de las regiones media y distal del tronco y la longitud del hemipene es mayor en *L. puna* que en *L. pyriphlogos*. En base a este carácter, podemos concluir que la forma general de los hemipenes en *L. puna* es más robusta que en *L. pyriphlogos*. Las ornamentaciones del hemipene en *L. pyriphlogos* se distribuyen en el tercio superior del tronco, mientras que en *L. puna* alcanzan la línea media del tronco.

*Liolaemus gracilis* vs *L. tandiliensis* (Figura 19). Estas especies difieren en la relación entre la longitud del surco espermático y la longitud del hemipene, mostrando una relación menor en *L. gracilis*. Además, la relación entre el ancho de la región proximal de tronco y la longitud del hemipene es mayor en *L. gracilis*. Por otra parte, *L. gracilis* puede exhibir cálices y plicas en el tronco de la cara sulcada, mientras que *L. tandiliensis* solo exhibe cálices. El número de plicas en el tronco de la cara asulcada en *L. gracilis* es 1-2, mientras que 3-4 en *L. tandiliensis*.



**Figura 19.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *L. gracilis* y *L. tandiliensis*. A y B *L. gracilis*, A, cara asulcada y B, cara sulcada. C y D, *L. tandiliensis*, C, cara asulcada y D, cara sulcada. Escala 2mm.

*Phymaturus spectabilis* vs. *P. sparcus* (Figura 20). Estas especies se diferencian en el número de laminas: *P. spectabilis* tiene 26 mientras que *P. sparcus* presenta 31. Además, se diferencian en la distribución de los cálices, mientras que en *P. spectabilis* se distribuyen en el tercio superior en *P. sparcus* alcanzan la mitad del hemipene.

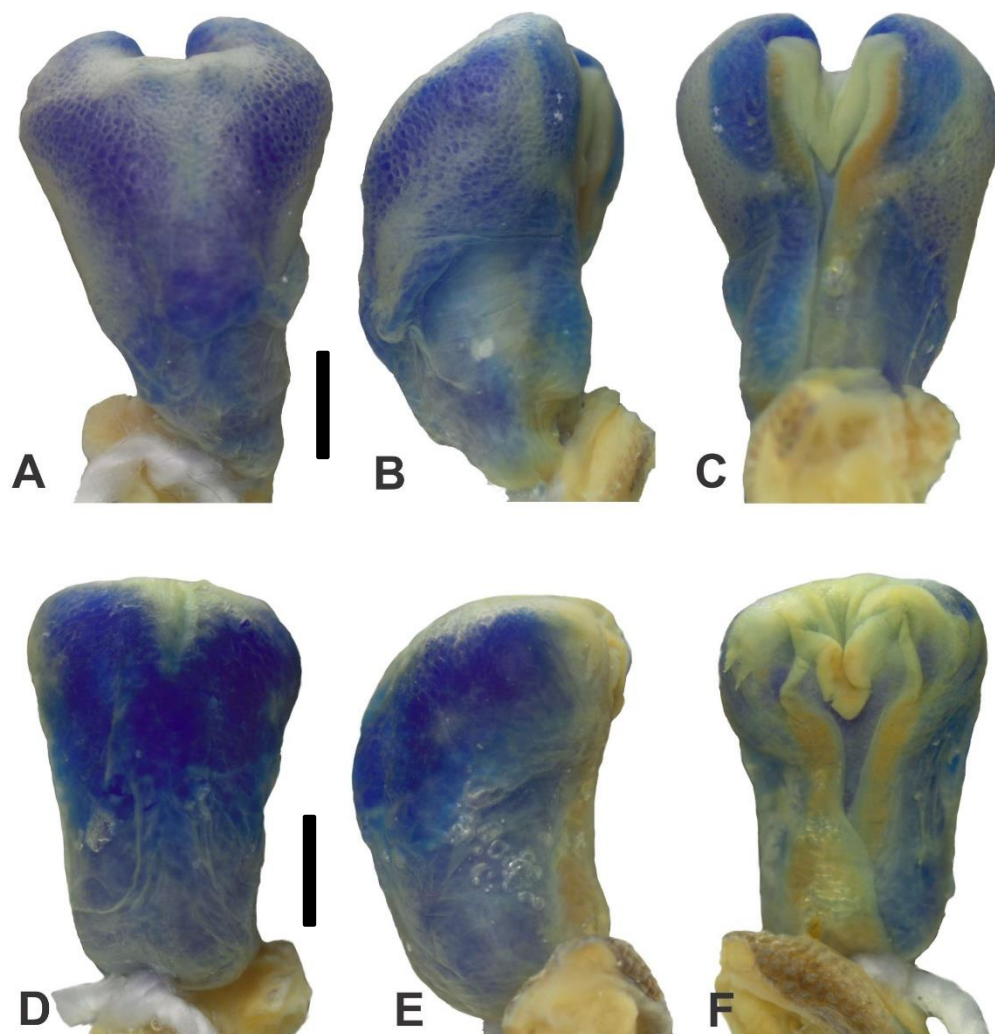




**Figura 20.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *P. spectabilis* y *P. spurcus*. A, B y C *P. spectabilis*, A, cara asulcada, B, cara lateral y C, cara sulcada. D, E y F *P. spurcus*, D, cara asulcada, E, cara lateral y F, cara sulcada. Escala 2mm.

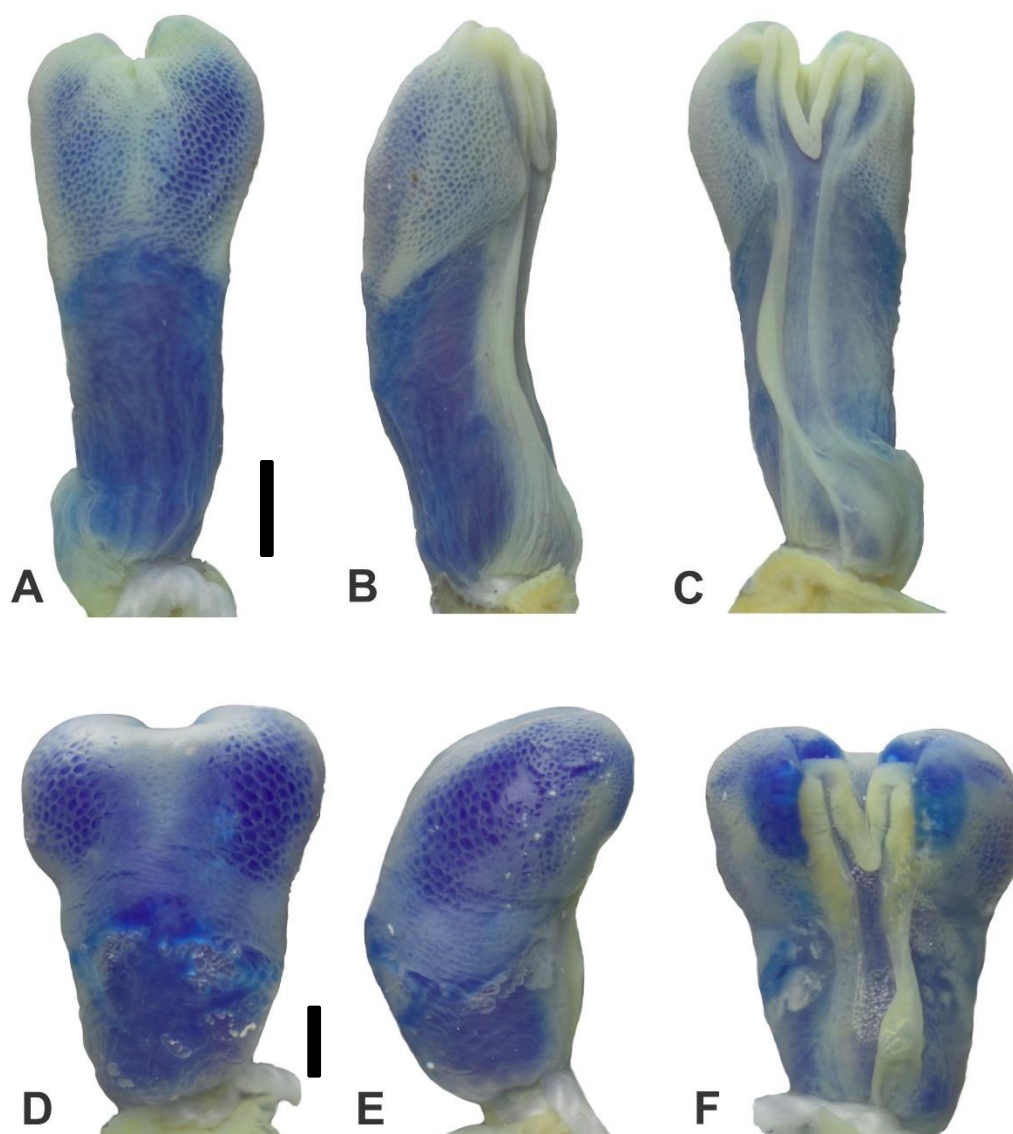
*Phymaturus payuniae* vs *P. nevadoi* (Figura 21). Estas especies se diferencian en el número de laminas *P. payuniae* presenta 27 y *P. nevadoi* presenta 23. La distribución de los cálices en la cara asulcada en *P. payuniae* alcanza la mitad del hemipene mientras que en *P. nevadoi* solo el ápice, además carece de cálices en la cara sulcada.





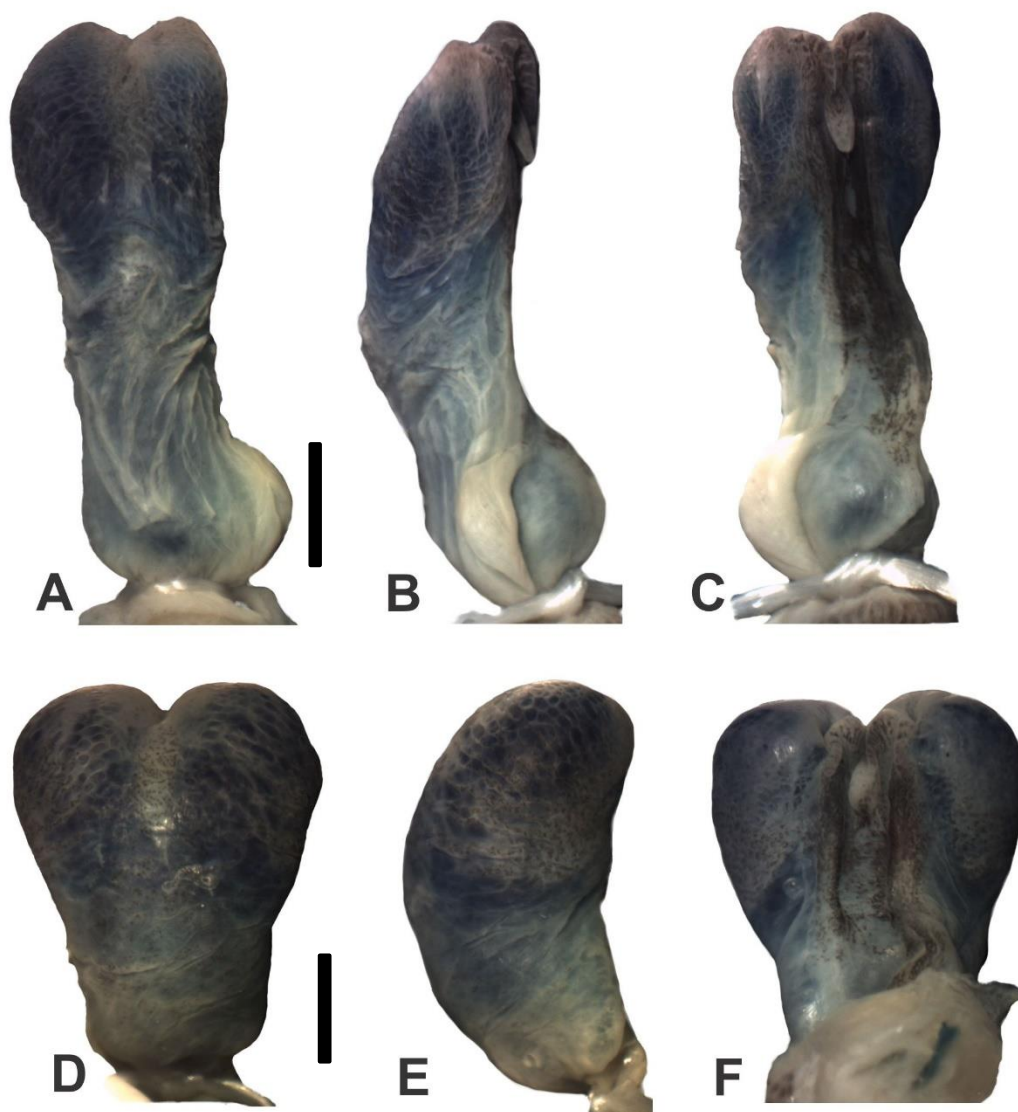
**Figura 21.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *P. payuniaie* y *P. nevadoi*. A, B y C *P. payuniaie*, A, cara asulcada, B, cara lateral y C, cara sulcada. D, E y F *P. nevadoi*, D, cara asulcada, E, cara lateral y F, cara sulcada. Escala 2mm.

*Phymaturus zapalensis* vs *P. rahuensis* (Figura 22). Estas especies se diferencian principalmente por la morfología que presentan sus hemipenes mientras que *P. zapalensis* son alargados, *P. rahuensis* presenta hemipenes globosos. Además, *P. zapalensis* presenta 13 laminas en el ápice y *P. rahuensis* presenta 28.



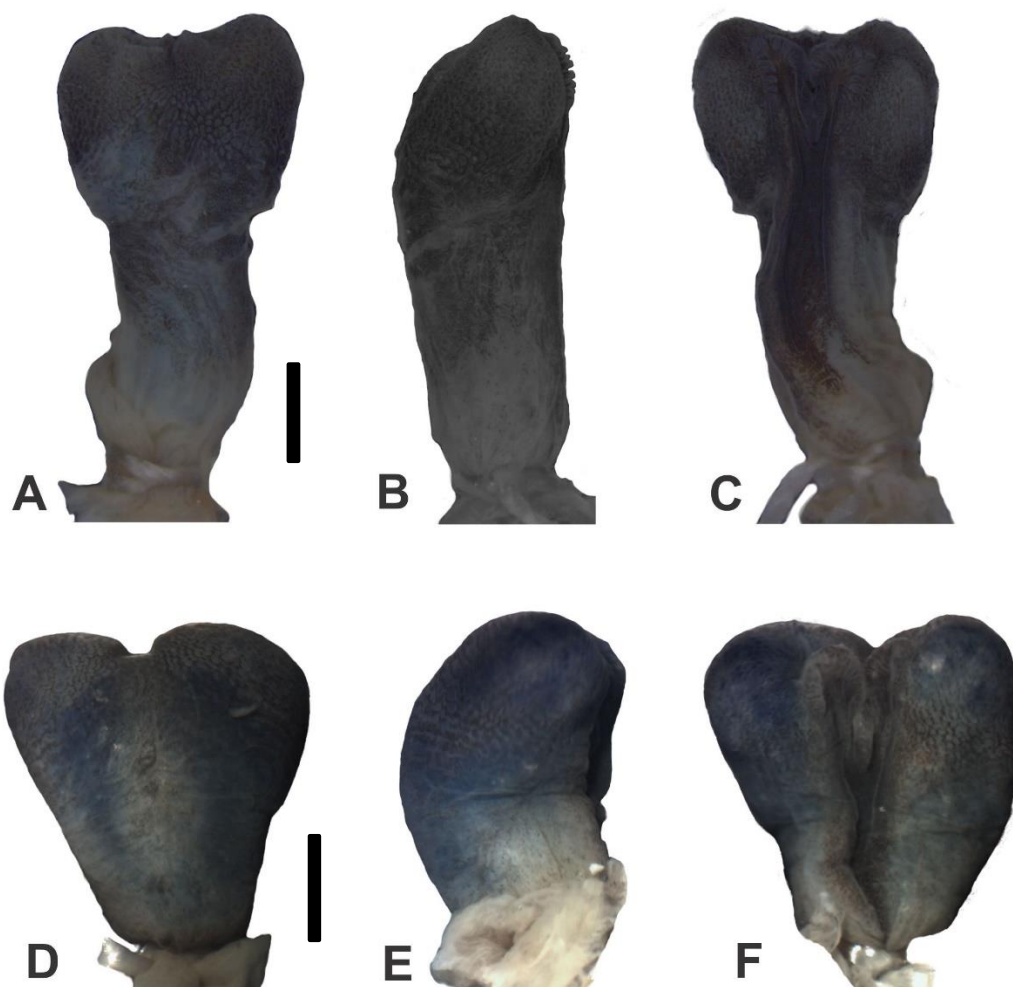
**Figura 22.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *P. zapalensis* y *P. rahuensis*. A, B y C *P. zapalensis*, A, cara asulcada, B, cara lateral y C, cara sulcada. D, E y F *P. rahuensis*, D, cara asulcada, E, cara lateral y F, cara sulcada. Escala 2mm.

*Phymatus williamsi* vs *P. aguanegra* (Figura 23). Estas especies se diferencian únicamente por su morfología general: *P. williamsi* presenta hemipenes elongados y *P. aguanegra* presenta morfología globosa.



**Figura 23.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *Phymaturus williamsi* y *P. aguanegra*. A, B y C *P. williamsi*, A, cara asulcada, B, cara lateral y C, cara sulcada. D, E y F *P. aguanegra*, D, cara asulcada, E, cara lateral y F, cara sulcada. Escala 2mm.

*Phymaturus laurenti* vs *P. denotatus* (Figura 24). Estas especies se diferencian principalmente por su morfología general, *P. laurenti* presenta hemipenes elongados y *P. denotatus* globosos. Además, Presentan diferencia en el número de laminas, *P. laurenti* 8 y *P. denotatus* 12.

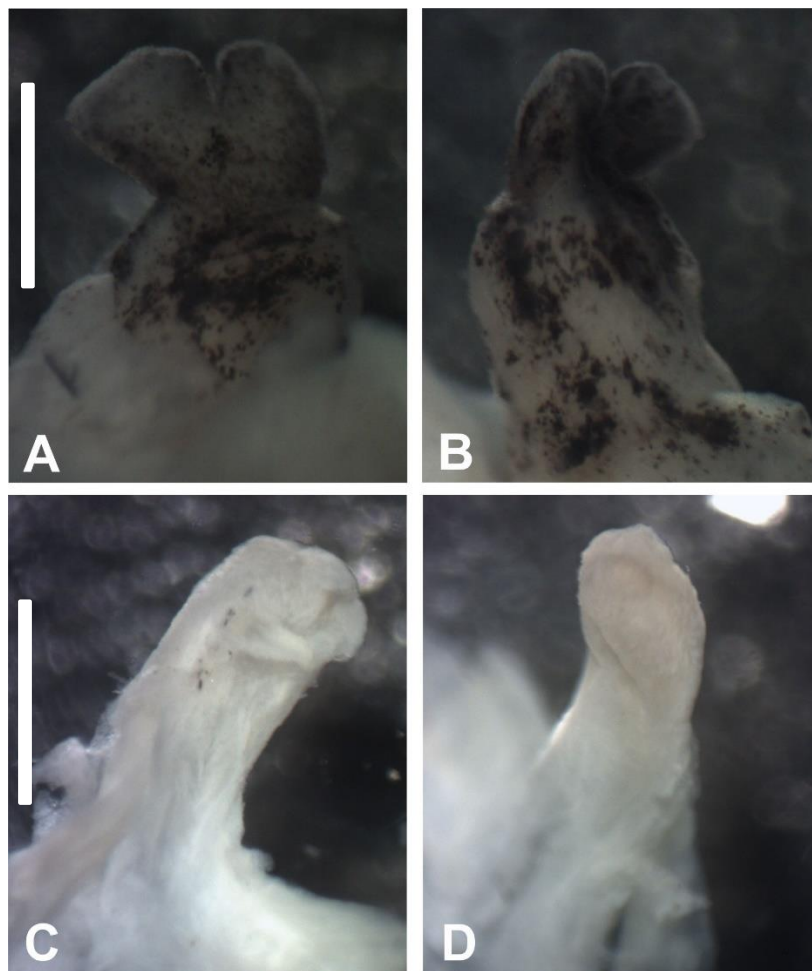


**Figura 24.** Comparación entre la morfología de los hemipenes de *Phymaturus laurenti* y *P. denotatus*. A, B y C *P. laurenti*, A, cara asulcada, B, cara lateral y C, cara sulcada. D, E y F *P. denotatus*, D, cara asulcada, E, cara lateral y F, cara sulcada.

## HEMICLÍTORIS

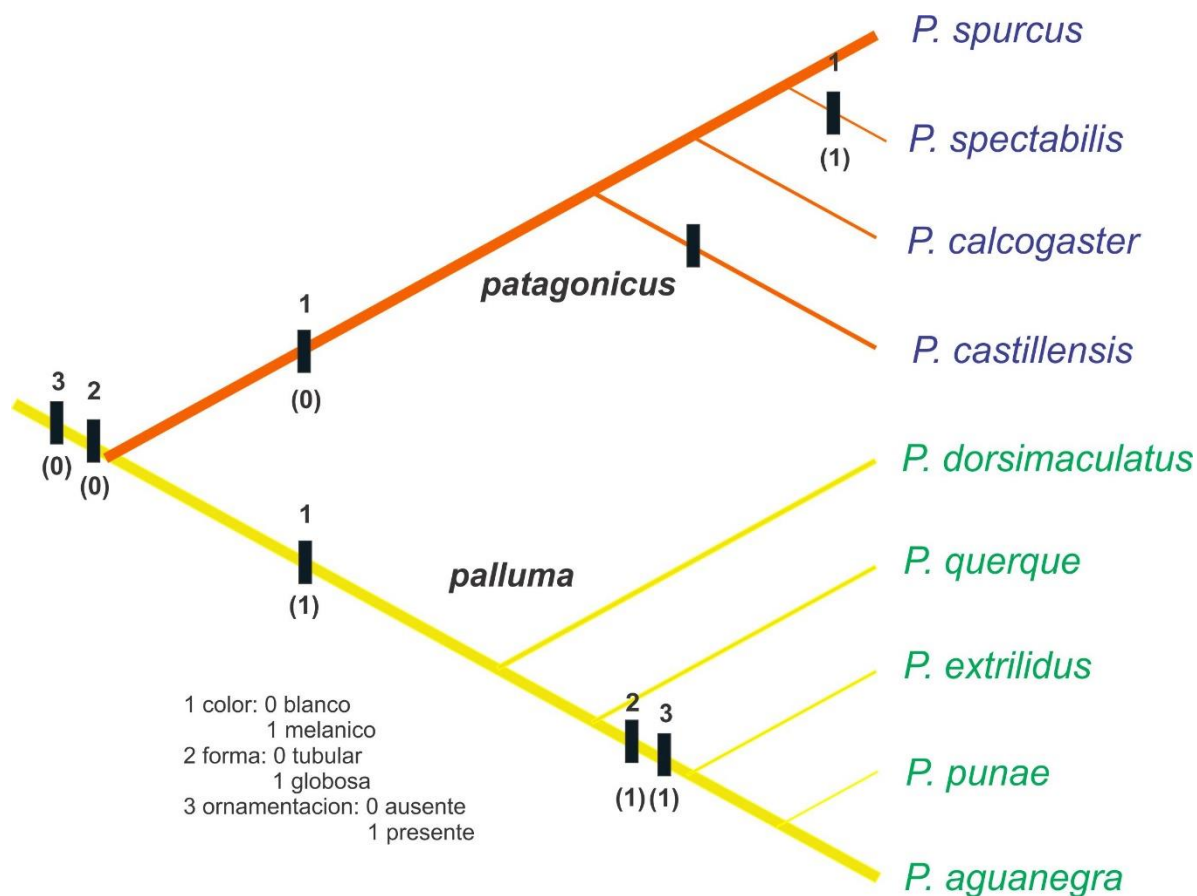


En las hembras, a diferencia de los hemipenes de los machos, los hemiclítoris se encuentran superficiales, justo debajo de la piel. Los hemiclítoris, igual que los hemipenes se encuentran unidos posteriormente, en el ápice, al músculo retractor clítoris magnus y lateralmente al retractor lateral posterior, aunque este último no siempre está presente.



**Figura 25.** Hemiclítoris del género *Phymaturus*. A y B, *P. aguanegra* MCN 3288, se puede observar la presencia de pigmentos, la morfología globosa, y los esbozos de cálices. C y D, *P. castillensis* MCN 3960, se puede observar la ausencia de pigmentos, la forma tubular del hemiclítoris y pequeños esbozos de cálices. Escala 2mm.

Se confirmó la presencia de hemiclítoris en las hembras analizadas de *Phymaturus* y *Liolaemus* (Figura 25). Y se reporta por primera vez la presencia de estos órganos en las hembras de *Ctenoblepharys adspersa*, *Diplolaemus leopardinus* y *Tropidurus melanopleurus*. Dado el tamaño reducido de los hemiclítoris se logró evertir pocos, principalmente de las especies más grandes pertenecientes al género *Phymaturus* y se definieron tres caracteres que fueron mapeados en un metatree (Figura 26). Las hembras de *Phymaturus* del grupo *palluma* al igual que su contraparte masculina presentan hemipenes pigmentados, mientras que los hemiclítoris de las hembras pertenecientes al grupo *patagonicus* no presentan melanismo. Todos los hemiclítoris que pudieron ser evertido presentaron surco. La morfología y el desarrollo es variable, no se encontró un patrón que permita clasificarlos, pero en algunas especies el hemiclítoris era tubular sin ornamentaciones mientras que en otras especies presentan forma globular o semejante a lo observado para los machos de las mismas especies y pudiendo presentar rudimentos de cálices.



**Figura 26.** Árbol reconstruido mostrando caracteres de los hemiclítoris observados en *Phymaturus*. Las especies con letras en azul corresponden a representantes del grupo *P. patagonicus*. Las especies en color verde pertenecen a representantes del grupo *P. palluma*. Los números de arriba de la barra corresponden al carácter y abajo entre paréntesis su estado.

## DISCUSIÓN

Previo a esta tesis el conocimiento de la morfología hemipeneana en los liolémidos estaba restringida a unas cuantas especies (veinte en toda la familia y muy pocas con descripciones detalladas) y su importancia filogenética estaba dada en la separación de los dos subgéneros dentro de *Liolaemus* y pocos caracteres (presencia de calices en la cara sulcada). En esta tesis se avanzó sobre el conocimiento

de este órgano en la familia Liolaemidae. Los resultados muestran de esta tesis muestran la importancia de este set de datos en la taxonomía y sistematica de estos lagartos. Se describieron hemipenes de 69 especies representantes de la familia Liolaemidae, y 49 caracteres inéditos relacionados con la variación de estos órganos de los cuales una veitena resultaron apomorficos de distintos grupos.

## MORFOLOGÍA HEMIPENEANA

Cei (1986) estudió los hemipenes de *Liolaemus fitzingerii* y *Vilcunia silvanae* (*L. silvanae*), y en Cei (1993) mencionó que había estudiado los hemipenes de 14 especies, pero no menciona cuáles, sólo muestra los de *L. bibronii*, *L. irregularis* y *L. salinicola*, en una de sus figuras, ambos trabajos mencionan la falta total de ornamentaciones en todas las especies estudiadas. En esta tesis, todos los hemipenes de la familia Liolaemidae mostraron algún tipo de ornamentación. En este punto se coincide con Lobo (2000) en que las observaciones de Cei (1986, 1993) probablemente se debieron a una eversión insuficiente.

Lobo (2000) estudió a varios representantes del subgénero *Liolaemus* sensu stricto: *L. bibronii*, *L. buergeri*, *L. ceii*, *L. kriegi*, *L. lemniscatus*, *L. neuquensis*, *L. pictus argentinus* y *L. tenuis*, donde describió el hemipene de *L. chiliensis* en detalle, observando la presencia de cálices y plicas en el tronco de la cara sulcada. Los resultados obtenidos en esta tesis fueron consistentes con los observados por Lobo (2000), donde todos los especímenes del subgénero *Liolaemus* sensu stricto estudiados tienen cálices en el tronco de la cara sulcada, aunque a diferencia de Lobo (2000) se observó que también pueden exhibir plicas. Lobo (2000), mencionó que tanto en *L. chiliensis* como en *L. robertmertensi*, la región de los cálices va más allá de la región media del tronco. Estas especies están estrechamente relacionadas con el grupo *L. alticolor-bibronii* en el que los cálices alcanzan la región media del tronco, pero no superan esta región media. En discordancia con las observaciones de Lobo (2000), en este estudio, se observó en las especies del subgénero *Eulaemus* que los cálices se distribuyen mas allá de la región media.



Para el subgénero *Eulaemus*, Lobo (2000) describió el hemipene de *Liolaemus chacoensis* en detalle, mencionando que el tronco de la cara del sulcada muestra solo plicas. En nuestro estudio, todas las especies del subgénero *Eulaemus* presentan plicas, pero nunca muestran cálices. Por lo tanto, la presencia de plicas puede hacer referencia a una especie tanto del su genero *sensu stricto* como a *Eulaemus*, sin embargo, la presencia exclusiva de esta ornamentación en la cara sulcada da cuenta de una especie del subgénero *Eulaemus*.

Böhme (1988) describe brevemente el hemipene de *Phymaturus palluma* como casi esféricos. Con surco espermático corto y lóbulos pequeños. Todo el órgano está cubierto con pequeños cálices uniformes, que desaparecen hacia la región proximal. Las observaciones de los hemipenes de esta especie analizados en este estudio, concuerdan con lo descripto por Böhme, excepto por hemipene corto ya que el ejemplar analizado presenta un hemipene elongado. El ejemplar analizado por Böhme no presenta una localidad específica donde fue colectado, posiblemente pertenece a otra especie ya que fue colectado a 300 km al sur de Santiago de Chile (posiblemente *P. maulense*, Núñez et al., 2010) pero al ser una localidad tan poco precisa es difícil de establecer con claridad que especie es la analizada.

Lobo (2000) menciona que los hemipenes de *Phymaturus* están ornamentados exclusivamente con cálices, y en el apéndice menciona que el espécimen observado corresponde a *P. dorsimaculatus*. Todos los hemipenes analizados pertenecientes al género *Phymaturus* presentan cálices. En particular el hemipene de *P. dorsimaculatus* al igual que todos los pertenecientes al grupo *palluma* presentan pigmentación y las láminas del ápice nunca superan más de 15. Por otro lado, en el árbol obtenido con la morfología de los hemipenes *P. dorsimaculatus* se recupera basal porque comparte con las especies del grupo *patagonicus* la ausencia de pigmentos en la cara asulcada y la distribución de los calices en la cara asulcada alcanza la región media.

## CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS

La filogenia obtenida, basada exclusivamente en la morfología hemipeneal, recuperó los grupos principales (en algunos casos hasta el nivel de serie) reconocidos dentro de *Liolaemus* y los dos grandes grupos dentro de *Phymaturus* como monofilético. Sin embargo, las relaciones en niveles inferiores no se lograron recuperar (Figura 10 y 12). En *Liolaemus* la topología recuperó el grupo *L. elongatus-petrophilus* como parafilético. La ubicación de *L. coeruleus* como basal para al grupo *L. elongatus-petrophilus* más las especies del grupo *L. alticolor-bibronii*, es inconsistente con otras filogenias propuestas (Schulte et al., 2000; Lobo 2001, 2005; Lobo y Abdala 2002; Morando et al., 2007; Schulte 2013; Pyron et al., 2013). La monofilia del grupo *L. alticolor-bibronii* recuperado aquí es consistente con estudios previos (Lobo 2001, 2005, Morando et al., 2007, Schulte 2013, Pyron et al 2013, Quinteros 2013).

El subgénero *Eulaemus* se recupera como monofilético formado por la sección de *L. lineomaculatus* y la sección de *L. montanus*, concuerdan con propuestas anteriores (Schulte et al., 2000; Lobo et al., 2010; Schulte 2013; Pyron et al., 2013; Abdala y Quinteros 2014). Dentro de la sección de *L. montanus*, la serie *L. boulengeri* se recupera como parafilético, con las especies de la serie *L. montanus* anidadas dentro de ella. Este resultado es inconsistente con la mayoría de las propuestas anteriores (Schulte et al., 2000; Lobo et al., 2010; Schulte 2013; Pyron, et al., 2013; Abdala y Quinteros 2014), pero concuerda con un resultado encontrado por Olave et al. (2014) que recuperó la serie *L. montanus* (representada por siete especies) anidadas dentro de la serie *L. boulengeri*. El resultado de Olave et al. (2014) se basó en dos marcadores mitocondriales y varios marcadores nucleares para 188 terminales (que representan 70 especies y varias especies candidatas).

En el género *Phymaturus* se recuperó el grupo *palluma* como parafilético en donde *P. dorsimaculatus* se encuentra más relacionado con el grupo *patagonicus*. En ninguno de estos dos grandes grupos la morfología de los hemipenes recupera los grupos internos. Existen caracteres que resultan ser exclusivos de cada uno de los grupos. Una posible explicación a la falta de resolución para este género es que los *Phymaturus* presenta una morfología mas conservada, 14 caracteres versus 42 en *Liolaemus*.

La optimización de caracteres hemipeneales en el metatree construido muestra muchas sinapomorfias de los grupos de *Liolaemus* debajo del nivel de la serie (Figura 11). Este resultado enfatiza la importancia taxonómica y filogenética de este conjunto de datos en las reconstrucciones filogenéticas, que podría agregarse a otros caracteres más tradicionales utilizados (lepidosis, coloración, esqueleto y molecular) y ayudar a reconstruir la historia evolutiva del grupo. Por ejemplo, en Etheridge (1995) *Liolaemus chacoensis* se incluyó en el grupo *chiliensis* (actual subgénero *Liolaemus sensu stricto*); y en Lobo (2000) donde se describen sus hemipenes, se aporta evidencia de que comparten la morfología del grupo argentino (actual subgénero *Eulaemus*). En esta tesis tambien se encuentran estas evidencias para agruparlos dentro del subgénero *Eulaemus*, siendo su morfología casi idéntica a la de *L. koslowskyi*; este hecho es coherente con los últimos estudios filogenéticos (Avila et al., 2006; Abdala 2007) que encontraron a *L. chacoensis* anidado dentro del grupo *L. darwini*.

El metatree para el género *Phymaturus* (Figura 13) recupera sinapomorfias para grupos internos, por ejemplo, para el grupo *P. palluma* y para el grupo *roigorum* dentro del clado *querque*, y para el linaje *antofagastensis*. Para el grupo *patagonicus*, y dentro de este el grupo *indistinctus*, grupo *spurcus*, y grupo *payunia*. A pesar de bajo número de caracteres recuperados para el género *Phymaturus*, estos permiten la dicriminación de los grandes grupos y varios de sus grupos internos, demostrando al igual que en *Liolaemus* su importancia en la discriminación de especies y recontruccion de arboles filogenéticos.

## IMPORTANCIA DE LA MORFOLOGÍA DEL HEMIPENE PARA DISCRIMINAR ESPECIES ESTRECHAMENTE RELACIONADAS

La importancia de la morfología hemipeneana en la sistemática ha sido destacada por otros investigadores, como los que han estudiado el género *Anolis*. Köhler et al. (2012), Köhler (2009), Köhler y Sunyer (2008), Köhler y Smith (2008), Köhler et al. (2007), Köhler et al. (2010) y D'Angiolella et al. (2016) describieron varias especies nuevas de *Anolis*, agregando morfología hemipeneal a sus descripciones formales. Hicieron hincapié en la importancia de esta morfología en la discriminación de especies estrechamente relacionadas y / o crípticas. Encontraron diferencias en ornamentación (bilobulada o unilobulada, presencia de cálices y / o plicas), surco espermático, y tamaño y forma (surcos bifurcados o no, longitud total, ancho de la base, etc.) entre taxones estrechamente relacionados, de manera similar a la forma en que se describen las especies de *Liolaemus* en esta tesis.

Los taxones hermanos y/o cercanos filogenéticamente (según análisis filogenéticos publicados anteriormente basados en ADN, patrones de coloración, osteología y conteos de escamas que muchas veces superponen sus rangos) fueron: *L. multicolor* vs *L. poecilochromus* en Laurent (1986); *L. albiceps* vs *L. irregularis*, en Lobo y Laurent (1995); *L. multicolor* vs *L. molinai* en Valladares et al. (2002); *L. ornatus* vs *L. crepuscularis* en Abdala y Díaz Gómez (2006); *L. ornatus* vs *L. lavillai* en Abdala y Lobo (2006); *L. gracilis* vs *L. tandiliensis* en Vega et al. (2007); *L. vulcanus* vs *L. dorbignyi* Quinteros y Abdala (2011); y *L. puna* vs *L. pyriphlogos*, en Quinteros (2012). La mayoría de estos taxones no tienen secuencias de ADN disponibles y no es posible estimar las distancias genéticas en este momento. Por ejemplo, *L. albiceps* y *L. irregularis* muestran, en su distribución, una zona de contacto estrecha; además, los requisitos ecológicos son similares, un hecho que los hace interesantes para analizar y evaluar su estatus taxonómico y los mecanismos potenciales de aislamiento reproductivo y / o especiación. Sin

embargo, podemos diagnosticar este par de especies (y los otros pares) en función de la morfología hemipeneal. Las observaciones indican que la cantidad de diferencias que facilitan la discriminación entre estas dos especies es equivalente a las encontradas entre un par de especies que no son taxones hermanos (dentro del género). Este par de especies corresponde a un caso particular, ya que sus distribuciones muestran superposición. Por otro lado, los otros pares (o conjuntos) de especies que tenemos en cuenta no muestran una zona de contacto o área superpuesta en su distribución. Las diferencias en su morfología hemipeneal no son tan numerosas como las encontradas para *L. albiceps* y *L. irregularis*.

Klaczko et al. (2015) revelaron que la morfología hemipeneal en algunas especies de *Anolis* evoluciona más rápido que otros caracteres morfológicos. Su análisis se limitó a unos pocos caracteres, incluidas las medidas relacionadas con el tamaño y la forma: longitud del hemipene, ancho apical. Al contrastar su cambio evolutivo con pocos caracteres morfológicos (longitud del muslo, tibia y tamaño del “dewlap”), encontraron que ambos conjuntos de caracteres muestran una estructura filogenética pero la tasa evolutiva de los hemipenes resulta mas alta, consideramos que los caracteres tenidos en cuenta no necesariamente son representativos de toda la variacion hemipeneana. Sus observaciones se limitan a estas pocas comparaciones morfometricas, no teniendo en cuenta otros caracteres hemipeneales como tipos de ornamentaciones vs caracteres de la morfologia tradicional (véase por ejemplo Poe, 2004 que presentó 91 caracteres morfológicos). Por lo que las conclusiones pueden cambiar en caso de incluir todos los caracteres hemipeneales en el análisis, no solo tres mediciones (por ejemplo, las relacionadas con la ornamentación, el surco espermático, etc.). Desafortunadamente, nos damos cuenta de que puede ser muy difícil estudiar la morfología hemipenial en un género tan diverso como *Anolis* (426 especies aproximadamente) como para contar con una muestra representativa para su debida optimización en

árboles y cálculo de tasas evolutivas. Los datos sobre la morfología hemipeneal en esta tesis sugieren mucha más variación y espacio para la exploración de esta temática en la familia Liolaemidae.

## HEMICLÍTORIS

Valdecantos y Lobo (2015) describieron la presencia de hemiclítoris en hembras de *Liolaemus* y *Phymaturus*. En esta tesis no solo se confirma la presencia de hemiclítoris en *Liolaemus* y *Phymaturus*, sino que también se reporta para *Ctenoblepharys adspersa*, *Diplolaemus leopardinus* y *Tropidurus melanopleurus*. Y se encuentra que para el género *Phymaturus* al igual que para los machos los hemiclítoris de las hembras del grupo *palluma* presentan melanismo, mientras que no se observa para el grupo *patagonicus*. Existe variación en cuanto al grado de desarrollo de los hemiclítoris que no pudo ser relacionada a aspectos filogenéticos. Se describen 3 caracteres de hemiclítoris para *Phymaturus*, presencia de pigmentos (presente en el grupo *palluma*), morfología general, en general los hemiclítoris observados son tubulares a excepción del linaje *punae* que son globosos y además se observa pequeños cálices, en todas las otras especies observadas son lisos.

Dado que tanto machos y hembras en los estadios embrionarios presentan sus genitales evertidos y de tamaño similar, una hipótesis que debe ser corroborada, podría ser que tanto machos y hembras se desarrollan de igual manera y que en alguna etapa de su ontogenia se produce una detención y/o reversión en el caso de las hembras.

El estudio de la morfología de los hemiclítoris presenta grandes dificultades principalmente para su eversión, por su tamaño tan reducido.

Estas diferencias en la morfología general de los hemiclítoris (tubular vs globoso) no presenta correlato con la morfología de los hemipenes en las mismas especies analizadas. Por otra parte, si

encontramos correlato en cuanto a la pigmentación (presencia/ausencia) y en la presencia de un surco espermático.

## BIBLIOGRAFIA

Abdala, C. S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. **1538**:1–84.

Abdala, C. S. and Diaz Gómez, J. M. 2006. A new species of the *Liolaemus darwini* group (Iguania: Liolaemidae) from Catamarca Province, Argentina. *Zootaxa*. **1317**: 21–33.

Abdala, C. S. and Lobo, F. 2006. Nueva especie del grupo de *Liolaemus darwini* (Iguania: Liolaemidae) del Noroeste de Argentina. *Cuad. Herpetol.* **19**(2):3–18.

Abdala, C. S. and Quinteros, S. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuad. Herpetol.* **28**(2):55–82.

Arnold, E. N. 1983. Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology*. q 44:291–339.

Arnold, E. N. 1986a. Why copulatory organs provide so many useful taxonomic characters: the origin and maintenance of hemipenial differences in lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **29**:263–281.

Arnold, E. N. 1986b. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications. *Journal of Natural History*. **20**:1221–1257.

Avila, L.J., Morando, M. and Sites, J.W. Jr. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biol. J. Linn. Soc.* **89**:241– 275.

Avila, L.J.; Medina, C.D.; Perez, C.H.F.; Sites, J.W.Jr., and Morando, M. 2015. Molecular phylogenetic relationships of the lizard clade *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemini) with the description of a new species from an isolated volcanic peak in northern Patagonia. *Zootaxa*. **3947**:67–84

Böhme, W. 1988. Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. *Bonner Zoologische Monographien*. **27**:1–176.

Cei, J. 1986. Reptiles del centro. Centro–oeste y sur de la Argentina. Museo regionale di Scienze naturali. Torino, Italy. **14**: 527.

Cei, J. 1993. Reptiles del noroeste. Nordeste y este de la Argentina. Museo regionale di Scienze naturali. Torino, Italy. **14**: 949.

D'Angiolella, A.B., Klaczko J., Rodrigues M.T., and Avila–Pires T.C.S. 2016. Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Dactyloidae). *Can. J. Zool.* **94**:251–256. [dx.doi.org/10.1139/cjz-2015-0194](https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0194).

Dowling, H. G. and Duellman, W. E. 1978. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. New York: Herpetological Information Search System.

Dowling, H., and Savage, J. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*. **45**:17–28.

Espinoza, R.E., Wiens, J.J., and Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold–climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **101**:16819–16824.

Etheridge, R. E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Am. Mus. Novit.* **3142**:1–34.



- Fitzpatrick, J. L., Kempster, R. M., Daly-Engel, T. S., Collin, S. P., and Evans, J.P. 2012. Assessing the potential for post-copulatory sexual selection in elasmobranchs. *J. Fish Biol.* **80**: 1141–1158.
- Goloboff, P.A., and Catalano S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogeneticmorphometrics. *Cladistics*. 32: 221–238.
- Goloboff, P. A., Farris, J., and Nixon, K. 2003. TNT: Tree Analysis Using New Technology. Version 1.5 2008. Program and documentation available from the authors and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny).
- Goloboff, P. A., Mattoni, C. I., and Quinteros A. S. 2006. Continuous Characters Analyzed as Such. *Cladistics*. **22**:589–601.
- Gordon, M. and Roses, D. E. 1951. Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of xiphophorin fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **95**: 409–464.
- Gredler, M. L., Larkins, C. E., Leal, F., Kelsey Lewis, A., Herrera, A. M., Perriton, C. L., Sanger, T. J. and Cohn M. J. 2014. Evolution of External genitalia: Insights from Reptilian Development. *Sex. Dev.* **8**:311–326.
- Hamilton, W.J. 1946. A Study of the Baculum in Some North American Microtinae. *J. Mammal.* **27**: 378–387.
- Higgins, L. 1975. *The Classification of European Butterflies*. London: Collins.
- Jeannel, R. 1955. *L'Edeage. Initiation aux recherches sur la systematique des coleopteres*. Publications du Museum National d'Histoire Naturelle. **16**:1–55.
- Keogh, J. S. 1999. Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *J. Linn. Soc. London, Zool.* **125**:239–278.

Klaczko, J., Ingram, T., and Losos, J. 2015. Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. *J. Zool.* 44–48.

Köhler, G. 2009. New species of *Anolis* formerly referred to as *Anolis altae* from Monteverde, Costa Rica (Squamata: Polychrotidae). *J. Herpetol.* **43**(1):11–20. doi:10.1670/07–180R2.1.

Köhler, G., and Smith, E.N. 2008. A new species of anole of the *Norops schiedei* group from western Guatemala (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica.* **64**(2):216–223. doi:10.1655/07–004.1.

Köhler, G., and Sunyer, J. 2008. Two new species of anoles formerly referred to as *Anolis limifrons* (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica.* **64**(1):92–108. doi: 10.1655/07–027.1.

Köhler, G., Dehling, D.M., and Köhler, J. 2010. Cryptic species and hybridization in the *Anolis polylepis* complex, with the description of a new species from the Osa Peninsula, Costa Rica (Squamata: Polychrotidae). *Zootaxa.* **2718**: 23–38.

Köhler, G., Ponce, M., Sunyer, J., and Batista, A. 2007. Four new species of anoles (genus *Anolis*) from the Serranía de Tabasará, west–central Panama (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica.* **63**(3): 375–391. doi:10.1655/0018–0831(2007)63.

Köhler, J., Hahn, M., and Köhler, G. 2012. Divergent evolution of hemipenial morphology in two cryptic species of mainland anoles related to *Anolis polylepis*. *Salamandra.* **48**:1–11.

Laurent, R.F. 1986. Descripciones de nuevos Iguanidae del género *Liolaemus*. *Acta Zoológica Lilloana.* **38**:85–105.

Lobo, F. 2000. La ornamentación de los hemipenes en *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae). *Cuad. Herpetol.* **14**(2):145–151.

Lobo, F. 2001. A Phylogenetic Analysis of Lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropiduridae). *Herpetological Journal.* **11**(4):137–150.

- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo chilensis (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoologica Lilloana*. **49**: 65–87.
- Lobo, F. and Abdala, C. 2002. La información cladística de un set de datos morfológicos en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuad. Herpetol.* **16**:137–150.
- Lobo, F. and Laurent, R. F. 1995. Un nouveau *Liolaemus* andin (Tropiduridae). *Revue française d'Aquariologie et Herpetologie*. **22**:107–116.
- Lobo, F., Barrasso, D., Hibbard, T. and Basso, N. 2016. On the evolution and diversification of an Andean clade of reptiles: Combining morphology and DNA sequences of the *palluma* group (Liolaemidae: *Phymaturus*). *J. Linn. Soc. London, Zool.* **176**(3):648–673.
- Lobo, F., Espinoza, R. E., and Quinteros, A. S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa*. **2549**:1–30.
- Maduwage, K., Meegaskumbura, M. Silva, M., and Pethiyagoda, R. 2008. Phylogenetic implications of hemipenial morphology in Sri Lankan agamid lizards. *Curr. Sci.* **95**:938-840.
- Mirande J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*. **25**:574–613.
- Morando, M., Avila, L.J., Turner, C.R. and Sites, J.W. 2007. Molecular evidence for a species complex in the Patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Mol. Phylogenet. Evol.* **43**:952–973.
- Myers, C. W. and Donnelly, M. A. 2001. Herpetofauna of the Yutaje–Corocoro Massif, Venezuela: second report from the Robert G. Goellet American museum–Terramar Expedition to the northwestern tepuis. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **261**:1–85.

Nunes, P.M.S., Fouquet, A., Curcio, F.F., Kok, P.J.R. and Rodrigues, M.T. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. Zool. J. Linnean Soc. **166**:361–376.

Olave, M., Avila, L. J., Sites, J. W., and Morando, M. 2014. Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (Liolaemini, *Liolaemus*) Zoologica Scripta. R. Swed. Acad. Eng. Sci., Proc. **43**(4):323–337.

Poe, S. 2004. Phylogeny of Anoles. Herpetological monographs. **18**:37–89.

Pyron, R. A., Burbrink, F. T. and Wiens, J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. BMC Evol. Biol. 13–93.

Quinteros, S. 2012. Taxonomy of the *Liolaemus alticolor–bibronii* group (Iguania: Liolaemidae), with descriptions of two new species. Herpetologica. **68**:100–120.

Quinteros, S. 2013. A morphology–based phylogeny of the *Liolaemus alticolor–bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). Zootaxa. **3670**(1):1–32.

Quinteros, S. and Abdala, C. 2011. A new species of *Liolaemus* of the *Liolaemus montanus* section (Iguania: Liolaemidae) from Northwestern Argentina. Zootaxa. **2789**: 35–48.

Savage, J. M. 1997. On terminology for the description of the hemipenes of squamate reptiles. Herpetological Journal. **7**:23–25.

Schargel, W. E., and Castoe, T. A. 2003. The hemipenes of some snakes of the semifossorial genus *Atractus*, with comments on variation in the genus. J. Herpetol. **37**(4): 718–721.

Schargel, W. E., Rivas Fuenmayor, G., and Myers, C. W. 2005. An enigmatic new snake from cloud forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus*?). Am. Mus. Novit. 1–24.

Schulte JA. 2013. Undersampling taxa will underestimate molecular divergence dates: An example from the South American lizard clade Liolaemini. *Int. J. Evol. Biol.* 1–12.

Schulte, J. A., Macey, J. R., Espinoza, R. E., and Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biol. J. Linn. Soc.* **69**:75–102.

Sharp, D. and Muir, F. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London.* **13**:477–642.

Tuxen, S. L. 1970. *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*. Leiden: E. J. Brill.

Valladares, J.P., Etheridge, R., Schulte, J., Manriquez, G. and Spotorno, A. 2002. Nueva especie de lagartija del norte de Chile, *Liolaemus molinai* (Reptilia: Liolaemidae). *Revista Chilena de Historia Natural.* **75**: 473–105.

Vega, L. E., Bellagamba, P. J. and Lobo, F. 2008. A new endemic species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the mountain range of Tandilia, Buenos Aires Province, Argentina. *Herpetologica.* **64** (1):81–91.

Zaher, H. and Prudente, A. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and Techniques of Hemipenial Preparation in Snakes: A Response to Dowling. *Herpetological Review.* **34**(4):302–307.

Zaher, H., 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **240**: 1–168.

Ziegler, T. and Böhme, W. 1999. Genital morphology and systematics of two recently described monitor lizards of the *Varanus* (*Euprepiosaurus*) indicus group. *Mertensiella.* **11**:121–128.

## CAPITULO II:

### MÚSCULOS DE LA REGIÓN CLOACAL



Foto: Luis Arapa



En este capítulo se amplió la muestra de lo ya publicado en: **Quipildor, M.**; Abdala, V.; Santa Cruz Farfan, R. y Lobo, F. 2018. Evolution of the cloacal and genital musculature, and the genitalia morphology in liolemid lizards (Iguania: Liolaemidae) with remarks on their phylogenetic bearing. Amphibia-Reptilia. Ver material suplementario.

## RESUMEN ESPAÑOL

En este capítulo se describe la variación anatómica de los músculos cloacales y los relacionados con genitales masculinos y femeninos en especies representantes de iguanios: *Phymaturus*, *Liolaemus* y *Ctenoblepharys*, además, *Tropidurus* y *Diplolaemus*. Se encontró variación (diecisiete caracteres) en topología, áreas de origen e inserción, morfología del tendón y tamaño de la musculatura de esta región. Entre los hallazgos más relevantes se encuentran la existencia de tres nuevos músculos, dos de ellos insertados en el techo de la cámara cloacal (retractor cloacal anterior y posterior) y el tercero insertado superficialmente en el piso de la cloaca, justo antes de la fila de glándulas pre cloacales (cloacalis superficialis). Se reporta dimorfismo sexual en siete caracteres musculares. La musculatura relacionada con hemiclitoris se reduce en proporción a su tamaño en comparación con el grado de desarrollo de los genitales masculinos y la musculatura asociada. El retractor penis magnus es vestigial o ausente, lo mismo sucede con el pene transverso. Esta reducción de los músculos podría sugerir la ausencia de la capacidad de este órgano para evertirse, al menos en las especies estudiadas en esta investigación. Para observar la evolución de los caracteres se optimizaron en las hipótesis filogenéticas más recientes conocidas de las relaciones entre las familias. Los caracteres tomados de la miología cloacal / genital brindan un soporte similar, ya sea que la topología arraigue al árbol en diferentes grupos externos. Además, se realizó un estudio filogenético utilizando solo caracteres miológicos. En este caso, *C. adspersa* se encontró más relacionada con las especies de *Liolaemus* en lugar de ser basales a *Liolaemus* más *Phymaturus*.

## RESUMEN INGLES

In this chapter, I describe the intra- and interspecific anatomical variations of cloacal and related muscles of male and female genitalia in species of five iguanian genera (three liolaemid: *Ctenoblepharys*, *Liolaemus*, and *Phymaturus* plus *Diplolaemus leopardinus* and *Tropidurus melanopleurus* as outgroups). We found variations (seventeen characters) in topology, origin and insertion areas, tendon morphology and size of the musculature of this region. Among the most significant findings are the identification of three new muscles, two of them inserted on the roof of the cloacal chamber (anterior and posterior cloacal retractor) and the third inserted superficially in the floor of the cloaca, just before anterior to the precloacal glands row (superficialis cloacalis retractor). We report sexual dimorphism in seven muscle characters. Musculature related to hemiclitoris is reduced in proportion to its size in comparison to the degree of development of male genitalia and associated musculature. The evolution of characters was traced on the known phylogenetic hypotheses of relationships among families. Characters taken from the cloacal/genital myology bring similar support to the liolaemid tree even rooting the analysis using different outgroups. In addition, a phylogenetic study using only myological characters was performed. In this case, *C. adspersa* was found to be more related to *Liolaemus* species instead of being basal to *Liolaemus* plus *Phymaturus*.



## INTRODUCCIÓN

Liolaemidae es un grupo de lagartos iguanios que viven en un amplio rango latitudinal y altitudinal en el oeste de América del Sur, desde los altos Andes del Perú en el norte hasta su distribución extrema en el sur de Tierra del Fuego. Esta familia de lagartos está formada por tres géneros: *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus* (Etheridge, 1995; Lobo et al., 2010), que incluye aproximadamente 263 especies (Abdala y Quinteros, 2014). Estos animales fueron estudiados para responder a preguntas en los más diversos temas como anatomía, sistemática y filogenia, biogeografía, ecología (es decir, Habit y Ortiz, 1996; Ibargüengoytía, 2005; Boretto et al., 2007; Díaz Gómez, 2007; Frutos et al., 2007; Cruz et al., 2009; Halloy et al., 2007; Kakoliris et al., 2010; Vidal et al., 2010; Valdecantos et al., 2013, Portelli y Quinteros, 2018 entre muchos otros).

Desde el punto de vista morfológico, estas lagartijas fueron estudiadas buscando diferentes intereses, incluyendo la búsqueda de caracteres para estudios filogenéticos y taxonómicos, como las relacionadas con el esqueleto (Keller y Krause, 1986; Simoes-Lopez y Krause, 1988; Lobo y Abdala, 2001; Lobo y Abdala, 2002; Da Silva y Verrastro, 2007; González Marín y Hernando 2016), y músculos (Moro y Abdala, 1998; Abdala y Moro, 2003; Abdala et al., 2006). Los estudios sobre la musculatura citados anteriormente, se centraron en la miología craneal y los músculos de las extremidades y en investigaciones recientes con propósitos funcionales y/o adaptativos (Tulli et al., 2009; Vanhooydonck et al., 2010; Bonino et al., 2011).

A pesar de la gran diversidad que presentan estos grupos, los músculos de la región cloacal y los relacionados con los genitales son casi desconocidos a excepción de los datos de Arnold (1984), que es la contribución más significativa al conocimiento de la musculatura cloacal y hemipenial de lagartos escamados. En dicho trabajo Arnold describe treinta y siete caracteres asociados a la musculatura cloacal,

incluidos siete relacionados con la apertura y el cierre de la cloaca y la eversión / retracción de los hemipenes. El objetivo principal de Arnold (1984) fue establecer diferencias entre los principales linajes de Squamata nombrándolos en este momento como tropidurines, iguanines, etc. Sus referencias a especies de liolémidos son breves y escasas, restringidas a *Ctenoblepharys adspersa*, *Phymaturus palluma* y *Liolaemus multiformis* (actualmente *L. signifer*). Arnold (1984) solo informó la variación entre las especies de liolémidos en la disposición del retractor lateral anterior y posterior. Según sus observaciones, en *Phymaturus* estos músculos exhiben el patrón general descrito para Squamata, en donde la inserción de los músculos retractores se encuentra en la confluencia de hemipenes y apertura cloacal. El retractor lateral posterior tiene una inserción carnosa en la base del hemipene (en lugar de un tendón como en otros escamados). En *Ctenoblepharys* y en *Liolaemus* este carácter es más conspicuo, mientras que el retractor lateral anterior no se extiende hacia atrás más allá del nivel de la cloaca, y se encuentra ventral al músculo caudofemoral. Estas observaciones se centran en las diferencias entre las familias, y la variación dentro de Liolaemidae no se informa.

Los objetivos principales de la presente contribución son:

- 1) Descripción de la musculatura cloacal y genital y su variación en Liolaemidae.
- 2) Descripción de la anatomía de los músculos nuevos no informados anteriormente, y su variación para los lagartos liolaémidos.
- 3) Analizar la historia evolutiva de las diferentes características relacionadas con esos músculos a través de una optimización de estos rasgos, teniendo en cuenta las relaciones intergenéricas e interfamiliares propuestas en la literatura (Lobo et al., 2010; Lobo et al., 2012; Morando et al., 2013; Conrad, 2008; Townsed et al., 2011; Pyron et al., 2013; Gauthier, 2012; Reeder, 2015; Zheng y Wiens, 2016); y finalmente.

4) Analizar si existe una correlación en los grados de desarrollo de genitales masculinos y femeninos y sus músculos asociados.

Estos objetivos nos permitirán aportar nuevas evidencias morfológicas para debatir cuestiones interesantes relacionadas con la morfología funcional de estructuras estrechamente relacionadas con el comportamiento reproductivo de todas estas especies (apertura cloacal, hemipenes / movimiento hemiclítoris, autotomía caudal y sus efectos sobre el resto de la musculatura, eficacia de la cópula, etc.).

## MATERIALES y MÉTODOS

### MATERIAL BIOLÓGICO

Se diseccionaron 5 especies representantes de *Liolaemus* pertenecientes a ambos subgéneros: del subgénero *Eulaemus*: *L. albiceps*, *L. irregularis* y *L. multicolor* representando dentro del subgénero a la serie *L. boulengeri* y la serie *L. montanus* (Sensu Schulte et al., 2000). Dentro del subgénero *Liolaemus* sensu stricto: grupo *L. austromendocinus* y *L. yanalcu* como representante del grupo *L. elongatus*-*petrophilus* y *L. alticolor-bibronii*. Para el género *Phymaturus* estudiamos 11 especies representantes de sus dos principales grupos: *P. dorsimaculatus*, *P. querque*, *P. laurenti*, *P. extrilidus*, *P. palluma* como representantes del grupo *palluma* y sus grupos internos. Representando al grupo *P. patagonicus*: *P. indistinctus*, *P. spectabilis*, *P. sitesi*, *P. payunia* y *P. cf. cacivioi*. Además, se estudiaron especímenes del género monotípico *Ctenoblepharys adspersa*, el taxón hermano de los otros dos géneros (para más detalles sobre los especímenes ver material suplementario capítulo 2).

Para realizar estudios y hacer interpretaciones filogenéticas y evolutivas de las características anatómicas encontradas en los liolaémidos se diseccionó a *Diplolaemus leopardinus* (como representante

de la familia Leiosauridae) y *Tropidurus melanopleurus* representando los grupos externos. De acuerdo con las últimas hipótesis filogenéticas, Liolaemidae está más estrechamente relacionado con Leiosauridae y Opluridae que con Tropiduridae como en análisis previos (ver Frost y Etheridge, 1989; Conrad, 2008; Townsed et al., 2011; Pyron et al., 2013; Gauthier et al., 2012; Reeder et al., 2015; Zheng y Wiens, 2016).

## VISUALIZACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS MÚSCULOS

La preparación de músculos, tendones y fascias se realizó mediante un procedimiento de tinción que es una variante de la solución Weigert de lugol (Bock y Shear, 1972) en la que se usa solo yodo. La musculatura se describió siguiendo la nomenclatura de Arnold (1984). Los músculos no descritos (retractor cloacal superficial, retractor cloacal anterior, retractor cloacal posterior) en la literatura se nombraron según su posición y función topológica. Las muestras diseccionadas se estudiaron usando un microscopio estereoscópico. Las mediciones se tomaron usando un calibre digital (0.02 mm de precisión) y un micrómetro ocular.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se construyó una matriz de caracteres que incluye todas las variaciones encontradas, discutiendo la topología recuperada por nuestros caracteres. Los análisis filogenéticos se realizaron con TNT, usando parsimonia como criterio de optimalidad (Goloboff et al. 2003), B programa TREE analysis utilizando NEW TECHNOLOGY (TNT; Goloboff et al., 2008). Teniendo en cuenta el objetivo de investigar la información cladística dada por estos caracteres anatómicos, se realizaron dos tipos de análisis. En el primer caso se realizó un análisis filogenético teniendo en cuenta solo los caracteres relacionados con la

musculatura. En el segundo caso optimizamos los caracteres en la topología más aceptada de la familia en este caso se reconstruyó un metatree siguiendo a Schulte et al. (2000); Espinoza et al. (2004); y Pyron et al. (2013) para todo el género *Liolaemus*, Avila et al. (2006); y Abdala (2007) para la serie *L. boulengeri*, y Lobo (2001, 2005); Avila et al. (2015); y Quinteros (2013) para el subgénero *Liolaemus* y sus grupos internos. Para el género *Phymaturus* se reconstruyo un árbol filogenético a partir de las filogenias propuestas por Lobo et al. (2016) para el grupo *palluma* y Lobo et al. (2018) para el grupo *patagonicus*.

## ANALISIS ESTADISTICO

Para analizar si existe un correlato entre el tamaño del hemipene y el hempiene retractor magno y el hemipene transverso, se realizo un Modelo Lineal generalizado utilizando el programa STATISTICA versión 7.0, teniendo en cuenta como variables explicativas los distintos tipos de orígenes (RPM y TPN), y considerando como variable respuesta la longitud de los hemipenes. Finalmente, para controlar el efecto del tamaño, se añadió la LHC como principal variable de regresión. Dado que las especies presentan una historia filogenética compartida, estas no pueden ser consideradas como puntos independientes y podrían considerarse como una pseudoréplica estadística (Felsestein, 1985), es por ello que se realizó un análisis filogenético comparado. Sin embargo, dado que un bajo número de especies (<20) incrementan el riesgo de incurrir en un error de tipo I estadístico (i.e., considerar cierto un patrón que no necesariamente lo es; Heat et al. 2008, Garamszegi et al. 2010), también se realizó un análisis de estadística clásica para tener una mejor comprensión de nuestros resultados. Para eliminar ambos efectos del tamaño y la filogenia, la longitud de los hemipenes fue controlada al realizar una corrección del tamaño filogenético, para ello se utilizó el módulo phylo.resid incorporado en el paquete Phytools (Revel 2009: 2012) implementado en R (R Core Team 2018). Así de esta manera, se obtuvieron los residuales filogenéticos que fueron utilizados subsecuentemente. La relación entre los residuales filogenéticos de la

longitud de los hemipenes (RsFLH) y los diferentes tipos de orígenes de los músculos peneanos fueron exploradas utilizando PhyANOVA ( $H_0$  = no relación), con 500 simulaciones, en Phytools (Revel 2012).

## RESULTADOS

La región cloacal (región anterior y posterior a la abertura cloacal) presenta un complejo sistema muscular, en donde interactúa musculatura asociada a la eversión y retracción de los hemipenes, músculos asociados a la abertura y cierre cloacal, movimiento de las extremidades, cola, mantenimiento de la postura, además de la secreción de glándulas anexas. Si bien no existen estudios fisiológicos específicos, muchos músculos están involucrados en más de una función o distintos tipos de movimientos así podemos mencionar a los retractores laterales que se asocian a la abertura cloacal tanto para la eversión de los hemipenes como para la evacuación de las heces. En esta tesis se describen la musculatura hipoaxial a los procesos transversos de la región cloacal (Figura 27). Superficialmente la región anterior a la cloaca está dada principalmente por el perineo transverso y en algunos casos por el supercial cloacal retractor. Mientras que la región posterior a la abertura cloacal los principales músculos superficiales son el isquioncaudal, el ileoncaudal, el pene transverso y en mayor o menor medida por el retractor posterior de la cloaca. En vista lateral el músculo dominante es el ilioncaudal. No se describió la musculatura dorsal (dorsales a los procesos transversos o músculos epiaxiales) (Figura 27).

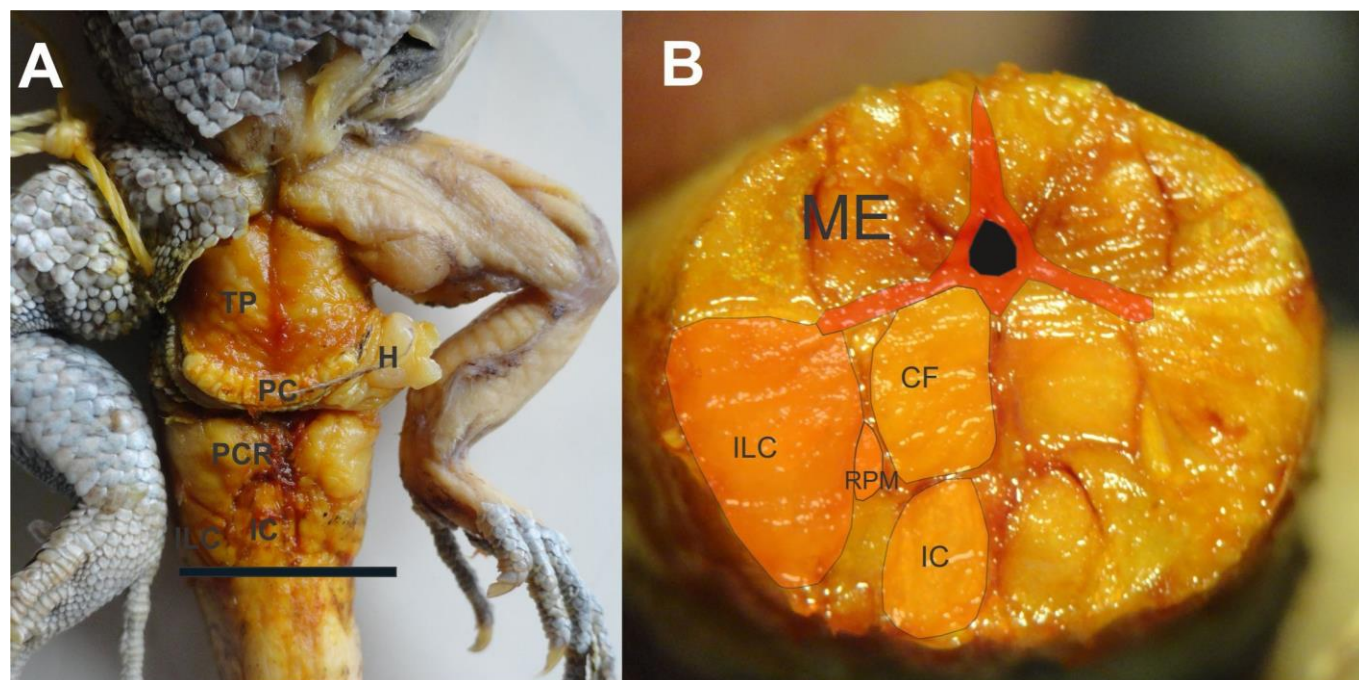


Figura 27. Fotos representativas de la zona de estudio. A. principales músculos superficiales. B. corte transversal de la figura A a la altura de la barra negra, se pueden observar los paquetes musculares internos. CF. caudofemoral, H. hemipene, IC. Isquioncaudal, ILC. Ilioncaudal, ME. Músculos epiaxiales. PC. Poros cloacales, PCR. Retractor cloacal posterior, RPM. Retractor penis magnus, TP. Pene trasnverso.

Para una mejor representación de las observaciones, se describió en primer lugar los músculos de *Liolaemus irregularis* y luego se procedió a la descripción de la variación encontrada en todos los otros taxones estudiado.

#### DESCRIPCIÓN DE LOS MÚSCULOS CLOACALES Y DE LA COLA DE *Liolaemus irregularis* (MACHOS).

**Perineal trasverso (TP):** sus fibras se extienden transversalmente al eje longitudinal del cuerpo, se fijan al hipoisquion y se insertan en el ligamento isquiático ubicado en el ápice anterior de las cloacas (Figura 28A, C). Este músculo probablemente ayuda al mantenimiento de la postura.

**Compresor glandular (CG):** Se encuentra entre el musculo perineal trasverso y el tubo digestivo. Sus fibras están dispuestas de forma semicircular y transversal al eje longitudinal del animal. En la región de contacto con el tracto digestivo, hay una fascia densa. Sus fibras, como el músculo perineal trasverso, se unen al hipoisquion y al ligamento isquiático. Está presente solo en los machos, y en su interior se pudo observar una glándula cloacal (Figura 28E).

**Retractor cloacal superficial (SCR):** Se ubica superficialmente anterior a la abertura cloacal; sus fibras pasan oblicuamente, teniendo su sitio de origen en la fascia del transverso perineal y su inserción en el piso de la cámara cloacal, anterior a la fila de las glándulas pre cloacales (Figura 28A, C). Este músculo probablemente ayuda en la apertura cloacal, y en la secreción de los poros precloacales.

**Retractor cloacal posterior (PCR):** Está ubicado detrás de la abertura cloacal. Es un músculo superficial cuyas fibras pasan oblicuamente al eje anterior del cuerpo, cubriendo en parte el TP (Pene transverso) (Figura 28B). Este músculo conecta una fascia situada en el techo de la cámara cloacal con una fascia del músculo ischiocaudalis. Probablemente se relaciona con abertura cloacal estirando dorsal y posteriormente la cloaca.

**Iliocaudal (IIC):** Se encuentra ubicado posterolateral al hemipene y el pene transverso. Corre oblicuamente, se origina en la punta posterior de la cresta ilíaca, con fibras unidas a los procesos transversus de la primera a la octava vértebra caudal. Algunas fibras en ese nivel posterior se unen a la fascia lateral del isquiocaudalis (Figura 28A, B). Probablemente se relaciona con el movimiento de la cola su contracción ayudaría los movimientos laterales.



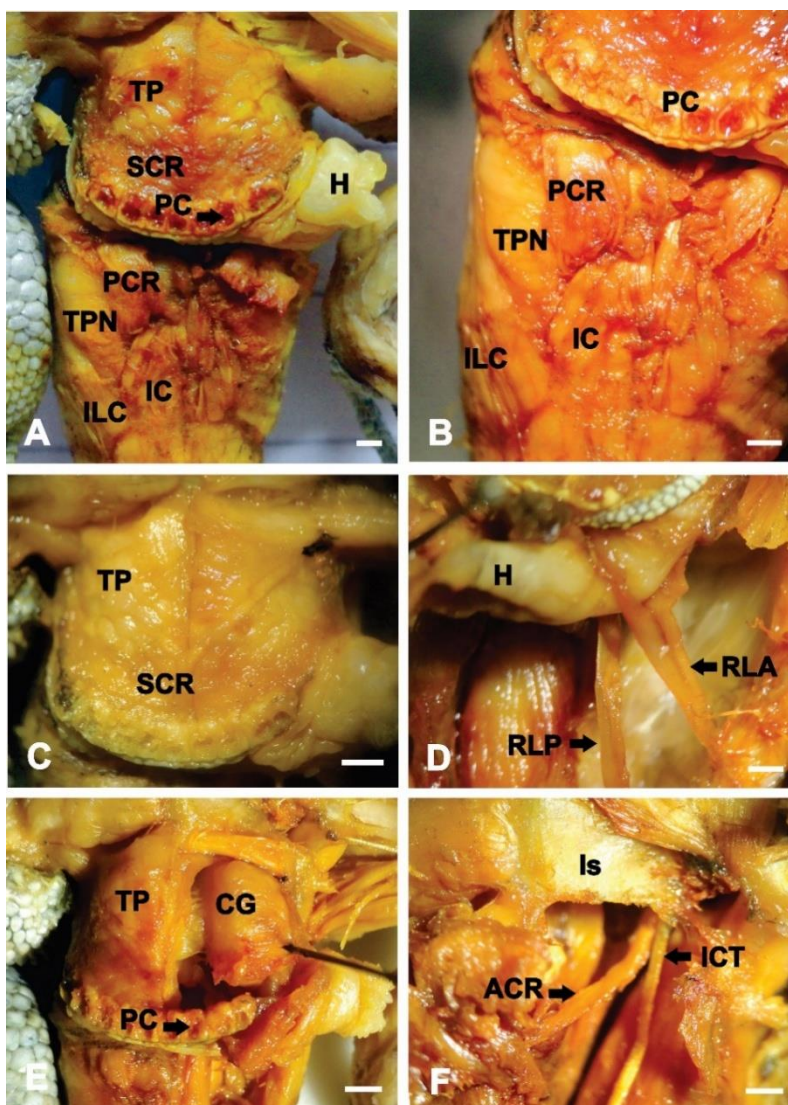
***Isquioncaudal (IC):*** Músculo de fibras longitudinales, su origen se encuentra en el margen externo y dorsal del isquion. Tiene un tendón largo dorsal a la cámara cloacal y alcanza los chevrones de la tercera a la octava vértebra caudal (área de inserción) (Figura 28A, B). En algunas especies está presente una rama de este músculo que se fija al piso de la cloaca. Probablemente ayuda en el movimiento de la cola, la contracción de los dos (derecho e izquierdo) actúan como flexores mientras que la contracción de uno ayuda en los movimientos laterales.

***Esfínter cloacal (EC):*** Rodea anterior y posteriormente a la abertura cloacal. Se puede dividir en dos secciones más o menos independientes del esfínter anterior y posterior. Es músculo está involucrado en la apertura y cierre de la abertura cloacal.

***Protractor de la comisura (PC):*** Sus fibras musculares se extienden desde la extremidad lateral de la cloaca, oblicuamente hacia afuera y hacia delante para unirse al ligamento ilioisquial, posterior a la inserción del músculo perineal trasverso. Es confluyente con el esfínter cloacal (Figura 28A, B).

***Retractor cloacal anterior (ACR):*** Es un músculo interno, localizado ventralmente a la cloaca. Sus fibras se extienden oblicuamente desde la parte dorsal entre la cavidad glenoidea y el pubis donde está fijada, hasta la fascia de la región ventral de la cloaca donde se inserta (Figura 28F). Este músculo se contrae antagónicamente al PCR, pero al igual que este probablemente ayuda a estirar la cloaca.

***Caudofemoral (CF):*** Es el músculo más grande de la cola. Exhibe dos divisiones que se separan cerca de su origen, el caudofemoral longus y el brevis. El primero es un músculo masivo insertado desde la primera a la octava vértebra caudal, y el último es más pequeño y lateral, insertado entre la primera y la tercera vértebra. El origen de la CF se encuentra en el fémur cerca de su articulación con la cintura pélvica. Su tendón proyecta una rama que está unida a la tibia, cerca de la rodilla. Este músculo probablemente ayuda en el movimiento de la cola y de las extremidades.



**Figura 28.** Vista ventral de músculos de la región cloacal en un macho de *Liolaemus irregularis* (MCN 1885). La cabeza del espécimen está hacia arriba de las fotos, mientras que la cola hacia abajo. (A) Disposición general de los músculos superficiales. (B) Músculos postcloacal superficial. Nótese la posición del retractor cloacal posterior, cubriendo parcialmente al pene transverso. (C) Músculos superficiales pre cloacales. (D) Músculo lateral anterior y posterior. Nótese el retractor lateral anterior dividido. (E) Compresor glandular localizado dorsal al músculo perineal trasnverso (músculo perineal trasnverso extraído de su posición en el lado derecho). (F) Disposición del retractor cloacal anterior pasando dorsal a la cloaca y el origen del tendón del isquioncaudal (músculos superficiales extraídos).

Abreviaturas = ACR: retractor cloacal anterior; CG: compresor glandular; H: hemipene; IC: isquioncaudal; ICT: tendón del isquioncaudal; ILC: Iliocaudal; Is: isquion; PC: glándulas precloacales;

PCR: retractor cloacal posterior; RLA: retractor lateral anterior; RLP: retractor lateral posterior; SCR: Retractor cloacal superficial; TP: musculo perineal trasnverso; TPN: pene transverso. Escala = 0.5 mm.

## DESCRIPCIÓN DE LOS MÚSCULOS ASOCIADOS A LA EVERCIÓN/RETRACCIÓN DE LOS HEMIPENES

***Pene transverso (TPN):*** Está dispuesto transversalmente al hemipene. Sus fibras semicirculares se encuentran en la región ventrolateral, a la región dorso medial. Se originan de una fascia densa, que tiene dos puntos de unión al esqueleto: uno al primer chevrón y otro al cuerpo de la sexta vértebra caudal. Este músculo cubre longitudinalmente todo el hemipene y parte del retractor penis magnus (Figura 28A, B). La contracción de este músculo permite la eversión de los hemipenes.

***Retractor lateral anterior (RLA):*** Las fibras de este músculo corren oblicuamente para fijarse en el proceso transversal de la cuarta vértebra caudal. Se origina en el vértice anterior de la cloaca (Figura 28 D). Probablemente ayudan a la apertura cloacal.

***Retractor lateral posterior (RLP):*** Sus fibras corren oblicuamente. Se origina en el proceso transversal de la sexta vértebra caudal. Tiene dos puntos de inserción en la base de los hemipenes, uno en la región ventral y otro en la región dorsal (Figura 28 D). Probablemente ayudan a la apertura cloacal.

***Retractor Penis Magnus (RPM):*** Sus fibras están dispuestas longitudinalmente. Es el principal músculo involucrado en la retracción de los hemipenes. Se origina en los cuerpos vertebrales de la séptima y octava vértebras caudales, y se inserta en el ápice del hemipene. Es principal músculo involucrado en la retracción de los hemipenes.

## MÚSCULOS DE *Liolaemus irregularis* (HEMBRA).

Se encontró que existe variaciones de los músculos en machos y hembras relacionado con la presencia o ausencia y el grado de desarrollo de ciertos músculos. Entre los músculos reducidos se encuentran el retractor hemiclítoris magnus y el transverso del hemiclítoris (homólogos al retractor del hemipene magno y hemipene transverso). El RHM (retractor hemiclítoris magnus) tiene un origen diferente que su par masculino, el origen se ubica en una fascia entre los músculos isquio e Iliocaudal. Por otro lado, en los machos su origen incluye una vértebra caudal. El transversus hemiclítoris exhibe pocas y finas fibras débilmente unidas que pueden perderse fácilmente durante el proceso de disección. En todas las hembras analizadas se pierden los retractores laterales (RLA y RLP) y el compresor de la glándula. En las hembras el ilioncaudal e isquioncaudal presentan mayor desarrollo que en los machos (pueden estar ocupando el espacio libre debido a la ausencia de hemipenes y los músculos asociados que están bien formados en los machos). Además de su mayor desarrollo el punto de fijación es anterior que lo observado para los machos. Además, se observó que las hembras presentan menor número de vértebras preautotómicas caudales.

## VARIACIONES ENTRE LOS LIOLÉMIDOS

En *Liolaemus* y *Phymaturus*, el tendón isquioncaudal se origina en el lado dorsal del isquion. En *Ctenoblepharys*, este tendón está ausente y el músculo se origina en el lado dorsal del isquion. La longitud de este tendón con respecto al SVL es bastante homogénea en todos los taxa analizados con la excepción de *L. austromendocinus* que presenta considerablemente más largo (14% de SVL versus 4-7, 5%), y *C. adspersa* en la que está ausente. Un carácter compartido por *C. adspersa* y en las especies de *Liolaemus* analizadas en esta tesis es la presencia de una rama medial del isquioncaudal insertada en el

techo de la cloaca. La inserción del isquioncaudal puede alcanzar la séptima vértebra en *L. austromendocinus*, la octava en *L. irregularis*, la novena en *P. palluma* y *C. adspersa*, novena y décima en *P. laurenti*. En *P. patagonicus*. La variación encontrada en el Iliocaudal está dada por la vértebra a la cual se inserta este músculo. En *L. austromendocinus*, alcanza la séptima vértebra caudal, en *L. irregularis* la octava, en *P. palluma* y *C. adspersa* la novena, mientras que en *P. laurenti* la novena y décima, mientras que *P. patagonicus* alcanza la décima. El retractor superficialis cloacalis (SCR) está presente solo en *Liolaemus* (Fig. 28A, C). El músculo retractor cloacal posterior (PCR) está presente en todos los taxones estudiados con la excepción de *C. adspersa*. En todas las especies de *Liolaemus* analizadas, el retractor cloacal posterior cubre parte del pene transversal ventralmente, siendo más conspicuo en *L. irregularis* (Fig. 28 B, 2C). En las especies restantes está restringido a la región medial entre ambos penes transversos (Fig. 29 D). El retractor lateral anterior y posterior (RLA y RLP) están presentes en todas las especies estudiadas de la familia. El origen del retractor lateral anterior en *P. laurenti* alcanza la tercera vértebra caudal, en *L. irregularis* la cuarta, en *P. palluma* tercera y cuarta, en *P. patagonicus*, *L. austromendocinus* y *D. leopardinus* la quinta, en *C. adspersa* quinta y sexta (figura 30). El origen del retractor lateral posterior en *L. austromendocinus*, *P. palluma* y *P. patagonicus* se encuentra en la sexta y séptima vértebra caudal. En *L. irregularis* solo en la sexta. En *C. adspersa*, la quinta y sexta. El retractor penis magnus (RPM) se origina en diferentes vértebras para los diversos taxones analizados. En *L. irregularis* y *L. austromendocinus* alcanza su sitio de origen en el proceso transversal de la séptima vértebra caudal. En *C. adspersa* se origina en la séptima y octava vértebras caudales. En *P. palluma* y *P. laurenti* se extiende llegando a la novena y décima vértebra caudal, mientras que en *P. patagonicus* alcanza la undécima vértebra caudal.

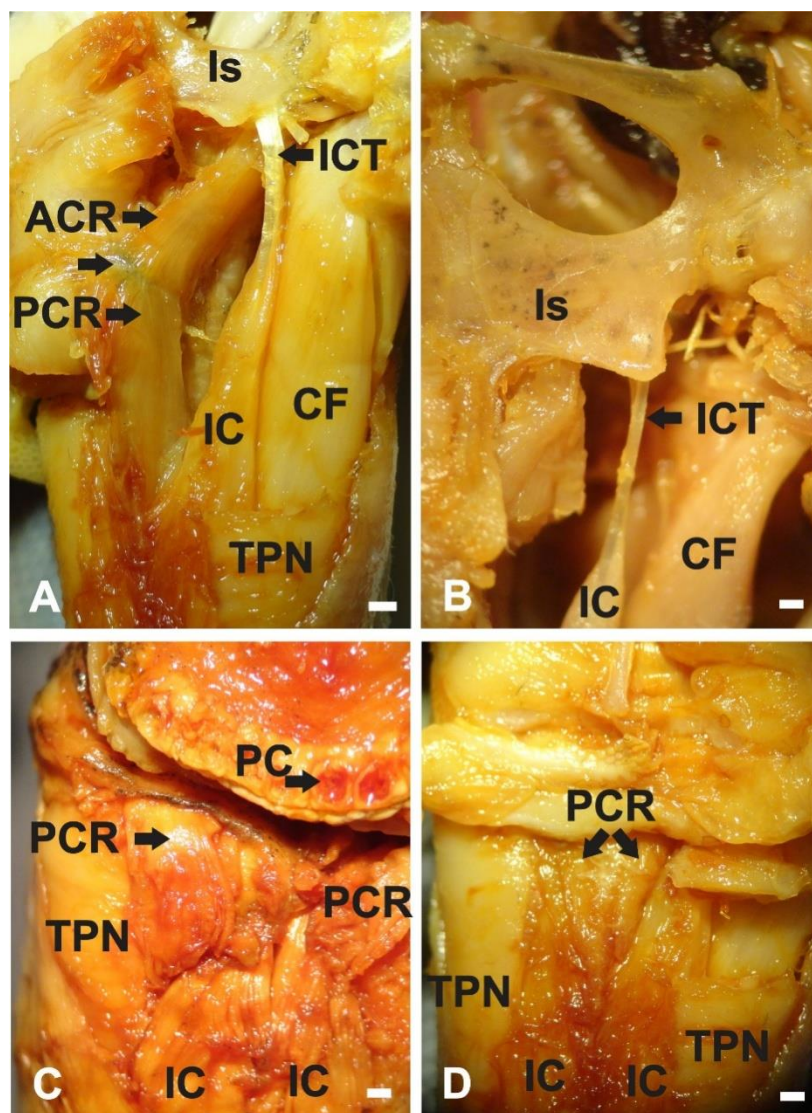
Las fibras del pene transversal (TP) rodean al hemipene en su región ventrolateral mientras que en la región dorso medial presenta una fascia. Sus fibras se extienden hacia atrás alcanzando el nivel de la



cuarta vértebra caudal en *C. adspersa*. En ambas especies de *Liolaemus*, *P. palluma*, *P. laurenti*, mientras que en *P. patagonicus* alcanza la sexta.

### VARIACION DEL GRUPO EXTERNO

En *Diplolaemus leopardinus* y *Tropidurus melanopleurus* el origen del tendón isquioncaudal está en la región lateral del isquion (Figura 29 A).



**Figure 29.** Arriba en la fotografía es anterior en el animal. (A) Músculos internos en macho de *Tropidurus melanopleurus* (IBIGEO 5317). Nótese el origen del tendón del isquioncaudal en el margen lateral del isquion, la inserción común entre los retractores cloacales anterior y posterior en la fascia

dorsal a la abertura cloacal. (B) Músculos internos de *Phymaturus palluma* (MCN 2894). Nótese la inserción dorsal del tendón del isquioncaudal en el hueso isquial. Músculos superficiales de *Liolaemus irregularis* (C) Nótese como el retractor cloacal posterior cubre parcialmente al pene transversal.

Músculos superficiales de *Tropidurus melanopleurus* (D) ver como el retractor cloacal posterior se localiza medialmente al ischiocaudalis, no teniendo contacto o sin cubrir el pene transversal. Abreviaturas = Is: ischium; H: hemipene; IC: ischiocaudalis; PC: glándulas precloacales; PCR: retractor cloacal posterior; TPN: pene transversal; ACR: retractor cloacal anterior; ICT: tendón del ischiocaudalis; CF: Caudofemoral. Escala = 0.5 mm.

La inserción del isquioncaudal puede alcanzar la décima vértebra en *T. melanopleurus*, mientras que en *D. leopardinus* alcanza la undécima (Figura 30).

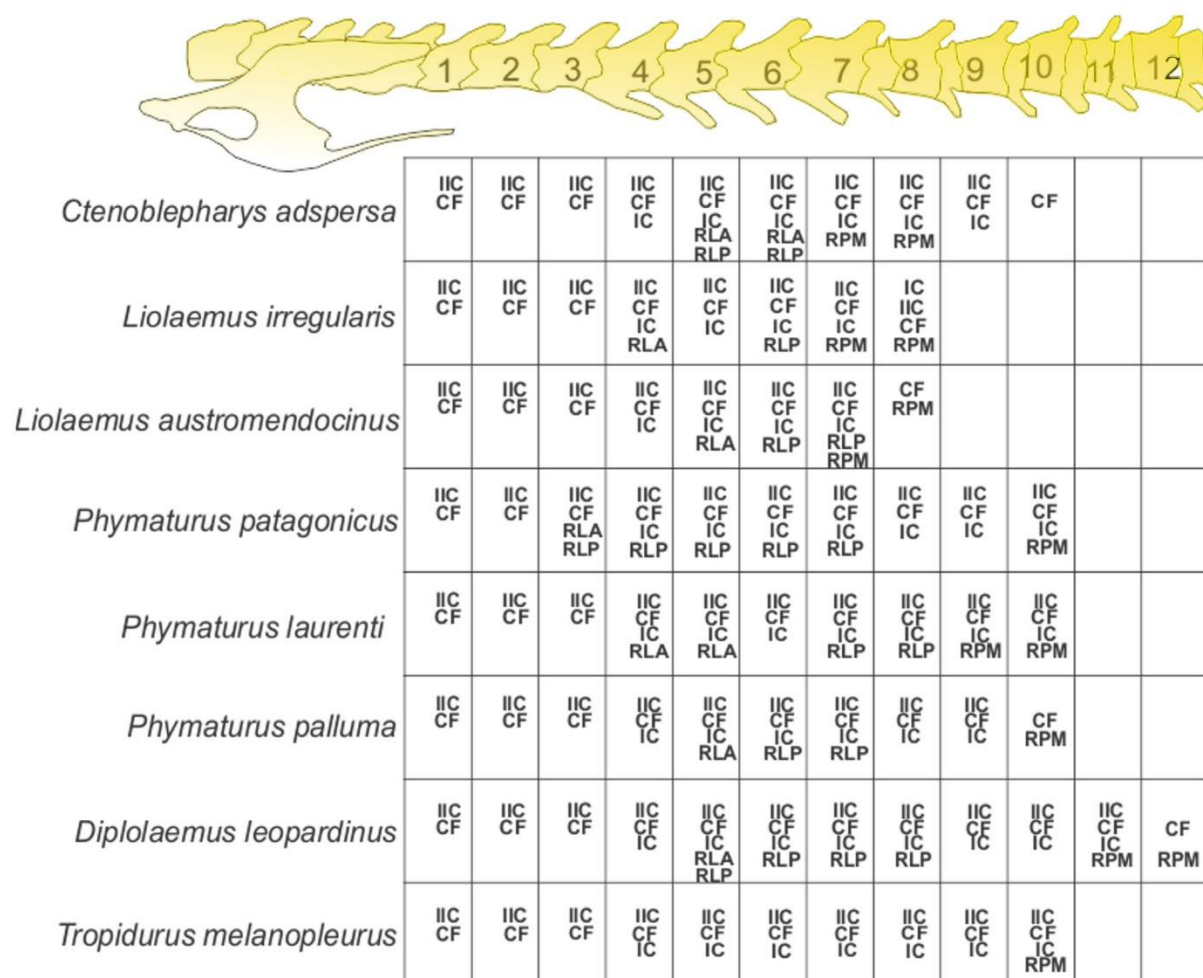
La variación encontrada en el Iliocaudal está dada por la vértebra a la cual se inserta este músculo. *T. melanopleurus* la décima, mientras que en *D. leopardinus* la undécima (Figura 30). El músculo retractor cloacal posterior (PCR) se encuentra restringido a entre el isquioncaudal

El retractor lateral anterior y posterior (RLA y RLP) están ausente *T. melanopleurus*, mientras que en *Diplolaemus* se encuentra presente. El origen del retractor lateral anterior en *D. leopardinus* se da en la quinta vértebra caudal (figura 30). El origen del retractor lateral posterior en *D. leopardinus* se encuentra en cuatro vértebras caudales: la quinta, sexta, séptima y octava (figura 30).

El retractor penis magnus (RPM) se origina en diferentes vértebras para los diversos taxones analizados. En *T. melanopleurus*, alcanza la décima, y en *D. leopardinus* la duodécima vértebra caudal.

Las fibras del pene transversal (TP) rodean al hemipene en su región ventrolateral mientras que en la región dorso medial presenta una fascia. Sus fibras se extienden hacia atrás alcanzando en *T. melanopleurus* la cuarta y quinta, mientras que en *D. leopardinus*, alcanza la octava vértebra.





**Figura 30.** Comparación entre los sitios de origen e inserción de los diferentes músculos en las vértebras caudales en ocho especies de Iguánidos. El esqueleto arriba muestra las vértebras caudales enumeradas a partir de la cintura pélvica. IIC: Ilioncaudal, Cf: Caudofemoral, IC: isquioncaudal, RPM: retractor del pene, RLA: Retractor lateral anterior, RLP: retractor lateral posterior.

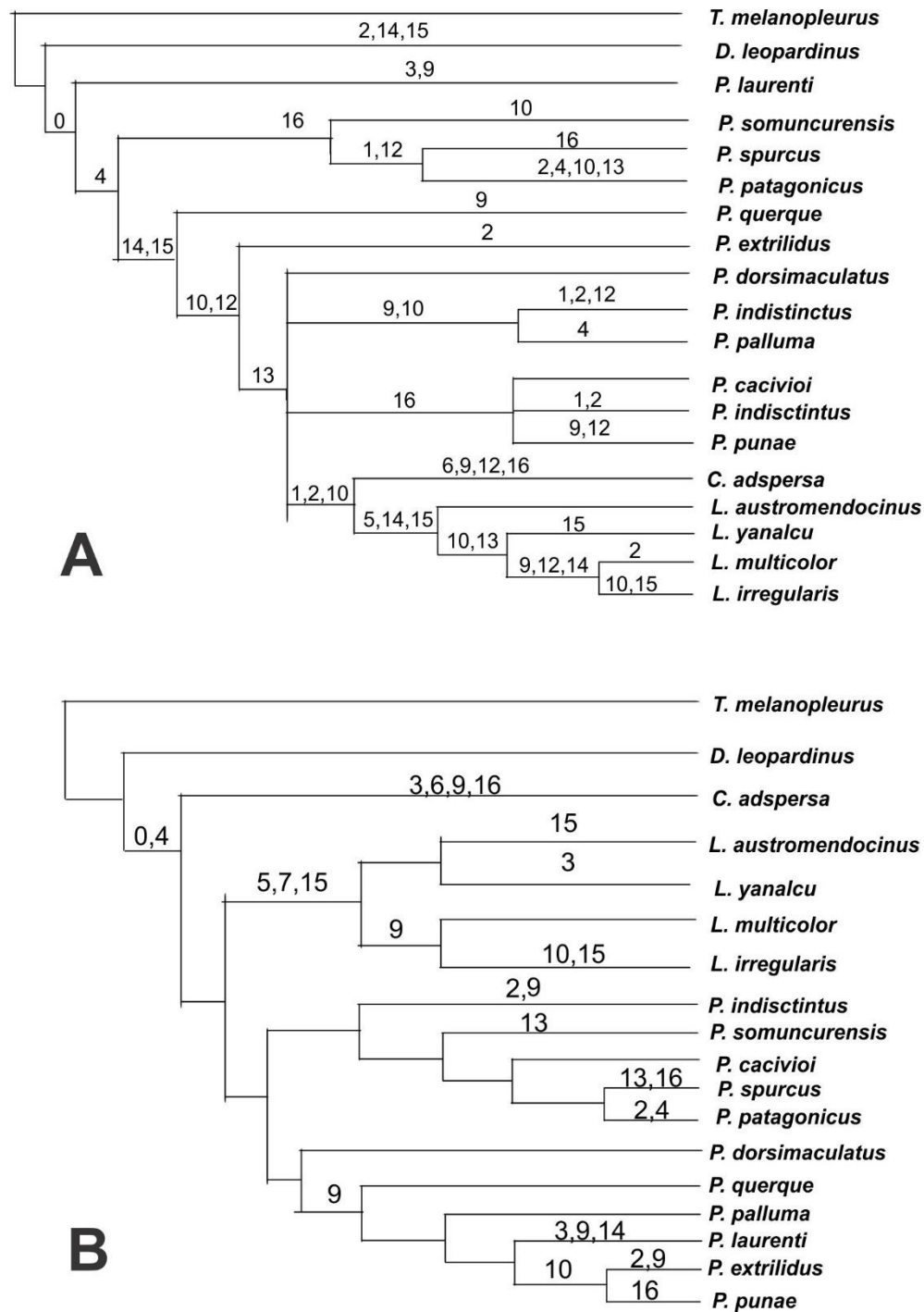
## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En el primer caso (Figura 31 A) ejecutamos la matriz de datos construyendo árboles usando parsimonia (TNT), se enraizó tanto *Tropidurus* como *Diplolaemus* y los resultados fueron similares, por

lo que se eligió uno. En el segundo caso optimizamos los caracteres en la topología más aceptada de la familia (Figura 31 C).

**Análisis independiente:** Para evaluar el cambio evolutivo de los caracteres dentro de Liolaemidae utilizamos *T. melanopleurus* y *D. leopardinus* como grupos externos. El conjunto de caracteres se analizó enraizado en *Tropidurus melanopleurus* y *Diplolaemus leopardinus* en ambos análisis se recuperan los mismos resultados. El árbol más parsimonioso recuperando tiene 68 pasos. Liolaemidae es respaldado por el carácter 0. *Liolaemus* y *Ctenoblepharys* se recupera como hermano apoyada por varios caracteres (1,2 y 10). *Phymaturus* no se recupera como monofilético.

**Mapeo de los caracteres:** para determinar cómo los músculos se ajustan a la filogenia de Liolaemidae, las relaciones fueron forzadas (*Ctenoblepharys* (*Phymaturus* + *Liolaemus*)) (Figura 31 B) como se propuso en los análisis moleculares de Schulte et al. (2003). Liolaemidae es respaldado por un dos caracteres (0 y 4). *Liolaemus* está soportado por: 5, 7 y 15, no hay apomorfías que soporten a *Liolaemus* + *Phymaturus*, ni para el género *Phymaturus*. *Ctenoblepharys* exhibe varias autoapomorfías: 3, 6, 9 y 16.



**Figura 31.** Árboles filogenéticos. Los números arriba de las ramas corresponden a los caracteres (ver lista de caracteres). A. Árbol filogenético obtenido enraizando con *Tropidurus melanopleurus*. B. Mapeo de los caracteres en según las filogenias propuestas anteriormente (Abdala (2007); Avila et al.

(2006; 2015); Espinoza et al. (2004); Lobo (2001, 2005); Pyron et al. (2013); Schulte et al. (2000); y Quinteros (2013) para el género *Liolaemus*. Lobo et al. (2016, 2018) para el género *Phymaturus*.

## LISTA DE CARACTERES

El carácter continuo se estandarizo dividiendo los valores de cada especie por el valor máximo encontrado entre las especies, luego multiplicamos este valor por diez. De esta forma, los costos de las transformaciones entre los estados de los caracteres continuos se estimaron como similares a los de los caracteres discretos (Lobo y Quinteros 2005; Lobo et al., 2012).

Las matrices con las asignaciones de los caracteres se muestran en la tabla 1 del material suplementario del capítulo 2.

- 1– Origen del tendón del isquioncaudal: (0) en la región lateral del isquion; (1) dorsal.
- 2– Longitud del tendón del isquioncaudal (estandarizado con el SVL).
- 3– Inserción del retractor penis magnus: (0) 7° vértebra; (1) 8° vértebra; (2) 9° vértebra; (3) 10° vértebra; (4) 11° vértebra; (5) 12° vértebra.
- 4– Origen del retractor penis magnus: (0) cuerpo vertebral; (1) procesos transversos.
- 5– Rama de isquioncaudal conectada con el piso de la cloaca: (0) ausente; (1) presente.
- 6– Retractor cloacal superficial: (0) ausente; (1) presente.
- 7– Posterior cloacal retractor (0) presente; (1) ausente.
- 8– Posición del retractor cloaca posterior: (0) restringido a la región media; (1) cubriendo el pene transversos.
- 9– Retractor lateral anterior. (0) ausente; (1) presente.

10– Lugar de origen de la vértebra más posterior del retractor lateral anterior: (0) 3° vértebra; (1) 4° vértebra; (2) 5° vértebra; (3) 6° vértebra.

11– Número de vértebras donde el retractor lateral anterior se origina: (0) una vértebra; (1) dos vértebras.

12– Retractor lateral posterior: (0) ausente; (1) presente.

13– La vértebra más posterior en la que origina el retractor lateral posterior: (0) 6° vértebra; (1) 7° vértebra; (2) 8° vértebra.

14– Número de vértebras donde se origina el retractor lateral anterior: (0) ausente; (1) 1 vértebra; (2) 2 vértebras; (3) 3 vértebras; (4) 4 vértebras.

15– Vértebra más posterior en donde se inserta el Iliocaudal: (0) 7° vértebra; (1) 8° vértebra; (2) 9° vértebra; (3) 10° vértebra; (4) 11° vértebra.

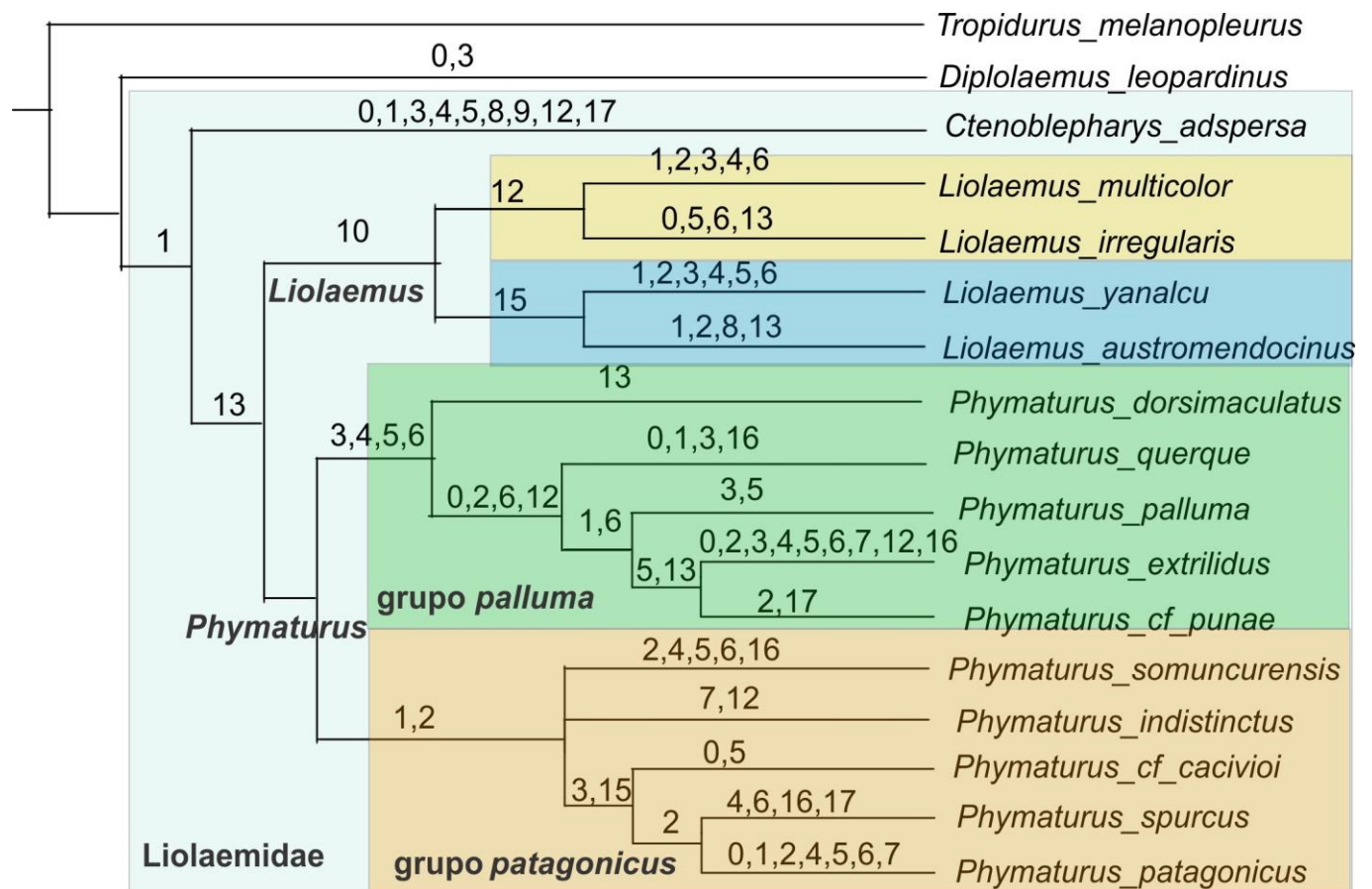
16– Vértebra más posterior en donde se inserta el ischiocaudalis. (0) 7° vértebra; (1) 8° vértebra; (2) 9° vértebra; (3) 10° vértebra; (4) 11° vértebra.

17– Vértebra más posterior en donde se inserta el pene transverso: (0) 4° vértebra; (1) 5° vértebra; (2) 6° vértebra; (3) 8° vértebra.

## CORRESPONDENCIA ENTRE HEMIPENES Y MÚSCULOS ASOCIADOS A SU EVERSIÓN Y RETRACCIÓN

Para determinar si existe una correspondencia entre los hemipenes y la musculatura se seleccionó los caracteres hemipeneales que pueden inferir en el desarrollo de la musculatura. Para esto se seleccionaron los caracteres morfométricos de los hemipenes y los caracteres sobre los músculos involucrados en la eversión/retracción de estos.

Realizamos dos análisis para ver si existe un patrón de correlación entre los caracteres hemipeneales y musculares. Se seleccionó las especies con las que se contaba ambos sets de caracteres. En primer lugar, se realizó un metatree y se procedió al mapeo de los caracteres (Figura 32). En segundo lugar, se realizó una prueba estadística basados en la longitud del hemipene corregida al SVL y la longitud del músculo retractor del hemipene magno y la longitud del músculo hemipeneal transverso, principales músculos involucrados en la eversión y retracción de los hemipenes (Figura 32).



**Figura 32.** Árbol integrando los caracteres continuos de los hemipenes y caracteres de los músculos relacionados con la eversión de los hemipenes. Del carácter 0 al 6 son caracteres morfométricos de los hemipenes, y los restantes representan caracteres tomados de la musculatura que pueden estar relacionados con los hemipenes. No se observan patrones que relaciones el tamaño de los hemipenes con la musculatura asociada.

Los resultados obtenidos en primer caso no muestran un patrón de correspondencia entre los caracteres morfométricos hemipeneales y la musculatura asociada. En el ancestro de Liolaemidae aumenta la longitud del surco en relación a la longitud del hemipene (carácter 1). En *Ctenoblepharys* aumenta la relación de la longitud del hemipene y la longitud hocico cloaca (carácter 0), longitud del surco espermático y la longitud del hemipene (carácter 1), ancho del surco espermático y la longitud del hemipene (carácter 3), ancho de la región proximal y la longitud del hemipene (carácter 4), ancho de la región medial y la longitud del hemipene (carácter 5), el origen del retractor del hemipene está en los procesos transversos (carácter 8 estado 1), y posterior cloacal retractor ausente (carácter 9), el origen del retractor lateral anterior está en la sexta vertebra caudal (carácter 12), y el hemipene transversal llega hasta la cuarta vertebra (carácter 17). El origen del retractor lateral anterior en el ancestro de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* se extendió a dos vértebras (carácter 13). En *Liolaemus* la posición del retractor cloacal posterior abarca el hemipene transversal (carácter 10). No se encontró una relación evidente que permita relacionar la morfometría de los hemipenes y músculos relacionados con su eversión.

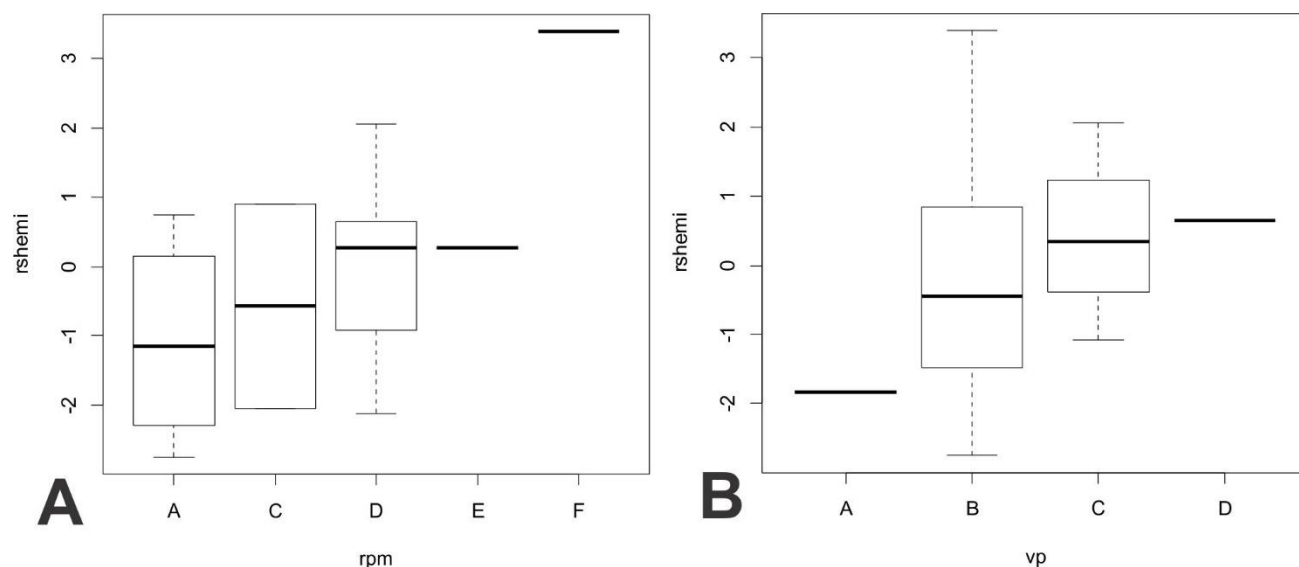


Figura 33. La relación entre los residuales filogenéticos de la longitud de los hemipenes (RsFLH) y los diferentes tipos de orígenes de los músculos peneanos utilizando PhyANOVA ( $H_0$  = no relación), con 500 simulaciones, en Phytools (Revel 2012).



Figura 33. A: rshemi: residual tamaño del hemipene. Rpm: origen del musculo A: hasta vértebra séptima (especies de *Liolaemus* y *Ctenoblepharys adspersa*); C: hasta vértebra novena (*Phymaturus extrilidus* y *P. indistictus*); D: hasta vertebra decima (*Phymaturus palluma*, *P. querque*, *P. somuncurensis*, *P. spurcus* y *T. melanopleurus*); E: hasta vertebra 11 (*Phymaturus patagonicus*); F: hasta vertebra 12 (*D. leopardinus*). B. vp. Origen del hemipene transverso. A: hasta vertebra cuarta (*C. adspersa*); B: hasta vertebra quinta (*T. melanopleurus*, *D. leopardinus*, *Liolaemus*, *P. palluma*, *P. indistictus*, *P. querque* y *P. dorsimaculatus*); C: hasta vertebra sexta (*P. patagonicus*, *P. punae*, *P. somuncurensis* y *P. cacivioi*); D: hasta vertebra octava (*P. spurcus*).

En el segundo caso la pregunta fue el aumento del tamaño del hemipene en los taxa que así ocurrió determinó también un desplazamiento en el origen del musculo retractor del heipene magno (figura 33 A) o si ese cambio en el tamaño del órgano implicó un cambio en la disposición del músculo del hemipene transverso (figura 33 B). Es decir, si esos músculos se originan entonces de vértebras más posteriores cuando el hemipene es de mayor tamaño. Al menos para las especies observadas y con el bajo “n” por especie no se puede probar que existe una relación entre el tamaño de los hemipenes y el origen del hemipene transverso y retractor hemipene magno.

## DISCUSIÓN

### COMPARACIONES CON EL ESTUDIO DE ARNOLD (1984)

La contribución más completa sobre la musculatura cloacal y hemipeneal de reptiles fue proporcionada por Arnold (1984) por lo que, en este apartado, hacemos comparaciones con sus observaciones. La extensión del pene transverso y su fascia que cubre el hemipenis mostraron variación.

Arnold (1984) describió un patrón para los tropidurinos que consiste en un músculo bien desarrollado que rodea al hemipenis en un 80-90%, con una fascia poco desarrollada (Arnold, 1984, Figura 4 D). En las especies estudiadas en esta tesis, *Tropidurus melanopleurus*, *Diplolaemus leopardinus*, las cinco especies de *Liolaemus* y las 13 de *Phymaturus* el músculo cubre el lado lateral y ventral del hemipene, mientras que la fascia está bien extendida cubriendo los lados medial y dorsal del órgano. Esta disposición corresponde al patrón descrito por Arnold (1984) en su figura 4b (carácter 19 de su Tabla1). Arnold (1984, Figura 4 C) describe la presencia de un músculo accesorio a los músculos dorsal y ventral de la vaina localizados debajo del pene transverso. Remarcó que estas estructuras están presentes o ausentes dentro de las tropidurines (desafortunadamente no dio ninguna indicación específica sobre los especímenes de *Liolaemus*, *Phymaturus* y *Tropidurus* examinados). Se observó que estas envolturas musculares están ausentes en todas las especies estudiadas en esta tesis. Arnold (1984) describió que los retractores laterales se pueden ubicar muy cerca el uno del otro en sus orígenes (vértebras caudales) o fusionados. En *Ctenoblepharys adspersa*, ambos retractores laterales se originan en la misma vértebra caudal, mientras que en *Liolaemus* y *Phymaturus* muestran diferentes áreas de unión (diferentes vértebras) estando el retractor lateral posterior unido posterior al retractor lateral anterior.

Arnold (1984) indica que retractor lateral anterior no se origina muy posteriormente y que no alcanza una posición por detrás del nivel de abertura de la cloaca. En su Tabla 2, indica la variación dentro de las tropidurines (+ -) pero falta información sobre su especie representativa y, por lo tanto, no podemos hacer comparaciones. En la presente contribución se proporcionan los sitios precisos de las variaciones en el origen de ese músculo entre los taxones. Las áreas de origen del retractor lateral posterior también se detallan en las presentes descripciones. Confirmamos, las observaciones de Arnold (1984) sobre el origen del retractor lateral posterior sin formar un tendón. La morfología general, los orígenes y las inserciones, el tamaño y las proporciones de los músculos, la ubicación, la presencia /

ausencia, etc. son bastante similares al plan básico descrito por Arnold para los reptiles Squamata. Las excepciones se deben a la presencia de tres músculos no informados por él que comentamos a continuación.

## MÚSCULOS PREVIAMENTE NO DESCRIPTOS

Después del estudio de siete especies de cuatro géneros y tres familias de iguanas, encontramos tres músculos no informados en la literatura.

***Retractor cloacal posterior.*** Este pequeño músculo tiene su origen en la fascia conectiva que separa el isquiocaudalis del pene transverso, en la proximidad de la abertura cloacal se convierte en profundo llegando al techo de la cámara cloacal. Su inserción es claramente el techo de la cloaca. En *Liolaemus irregularis*, este músculo es superficial en su posición, bastante visible en la vista ventral (Figura 28 A, B; 29), pero en otras especies está cubierto parcialmente por el pene transverso y es menos visible como en *Tropidurus melanopleurus* (Figura 29 D). Solo está ausente en *Ctenoblepharys adspersa*. La disposición de este musculo hace suponer que ayuda a la dilatación de la cloaca, cuando se contrae tira hacia atrás el techo de la cloaca.

***Retractor cloacal anterior.*** Su origen se localiza en el pubis, en el margen del acetábulo, se profundiza llegando al área de inserción del retractor posterior cloacalis reuniéndose y separándose por una delgada lámina de tejido conjuntivo (Figura 29 A). La disposición de este musculo hace suponer que ayuda a la dilatación de la cloaca, cuando se contrae tira hacia adelante el techo de la cloaca. Es antagónico al retractor cloacal posterior.

***Retractor cloacal superficial.*** Solo pudimos encontrar este músculo en *Liolaemus irregularis*, *L. multicolor*, *L. albiceps* (Figura 28A, C) (ausente en *L. austromendocinus*, las tres especies de

*Phymaturus*, *T. melanopleurus* y *D. leopardinus*). La existencia de este músculo podría conformar una sinapomorfía del subgénero *Eulaemus*. La disposición de este músculo que conecta la fascia posterior del musculo perineal transverso y el piso de la cloaca debajo de las glándulas precloacales podría ayudar a la apertura cloacal para facilitar la expulsión de las heces y / o la eversión de los hemipenes. Algún movimiento podría transmitirse a las glándulas precloacales provocando su secreción. Sin embargo, todas estas hipótesis deberían ser testeadas con experimentos específicos.

Lereboullet (1851) describe la cloaca de *Lacerta agilis* dos músculos: un dilatador lateral y uno inferior, el primero es similar al retractor cloacal anterior, pero a diferencia de este se ubica a lo largo de la pared lateral de la cloaca entre el isquion y la pared ventral de la cloaca, es de forma triangular, además presentan características poco claras como “se une por su base contra la cara superior y a lo largo del borde posterior del isquion. Mientras que el dilatador inferior es similar al retractor cloacal superficial, pero a diferencia de este último tiene su origen a lo largo del hipoisquion cartilaginoso y se inserta en la pared inferior de la cloaca (piso) “tira de la pared hacia abajo”, mientras que el retractor cloacal superficial no presenta su origen en el hipoisquion sino en la fascia del perineo transverso. Debido a que estos arreglos particulares son diferentes de los descritos en esta tesis para los liolémidos, *Diplolaemus* y *Tropidurus*, se considera que los músculos de Lereboullet (1851) no son homólogos al retractor cloacal superficial y al retractor anterior cloacal.

Como conclusión destacamos que, durante la evolución de la musculatura cloacal, se produjeron al menos dos disposiciones diferentes en la apertura cloacal y / o su elevación: la descrita por Lereboullet (1851) para *Lacerta agilis*, y el desarrollo de una superficialis cloacal retractor (este trabajo). Una tercera disposición es la extensión de las fibras del músculo perineal transverso entre ambos lados de las paredes ventrales / laterales de la cloaca, sin la interrupción del hipoisquion (en este trabajo) que estaría trabajando en la contracción de la cloaca.

Haines (1935) describió en *Iguana* y *Varanus* un músculo cloacal que surge del vértice interno de la pelvis a nivel del acetábulo y pasa lateralmente hacia la cloaca para insertarse en el primer chevron. En frente de la cloaca, las fibras se ven interrumpidas por un tendón intermedio. Este músculo se asemeja a los descritos aquí como el retractor cloacal anterior y retractor cloacal posterior, pero a diferencia del descrito por Haines (1935) no se inserta en la columna vertebral. En Liolaemidae *Tropidurus melanopleurus* y *Diplolaemus leopardinus*, el retractor cloacal posterior se inserta en la fascia del músculo ischiocaudalis.

Arnold (1984) describe los músculos isquioncaudal e iliocaudal como partes de un músculo único, el ilion-ischiocaudalis. Las observaciones en esta tesis permiten discriminarlos como músculos independientes (en ambos orígenes e inserciones) en todos los taxones estudiados. Ritzman et al. (2012) describieron el músculo iliocaudal en *Anolis caroliniensis* como originado principalmente a través de fibras carnosas del vértice dorsal del isquion (como las especies estudiadas aquí) e insertado en la cara ventral de los procesos transversales. Se hipotetiza que el músculo isquioncaudal es un flexor de la cola cuando se contrae bilateralmente (como resultado la cola se levanta) y un flexor lateral de la cola cuando se contrae unilateralmente (la cola se mueve lateralmente hacia los lados) (Ritzman et al., 2012). Se observó que en ambas especies de *Liolaemus*, las tres especies de *Phymaturus*, *Tropidurus melanopleurus* y *Diplolaemus leopardinus*, el isquioncaudal está unido al isquion por un fuerte tendón redondeado (Haines, 1935; Arnold, 1984) pero en *Ctenoblepharys adspersa* no hay tendón y el músculo isquioncaudal tiene una inserción carnosa en el isquion. Estas diferencias morfológicas se pueden correlacionar fácilmente con las diferencias funcionales, ya que un tendón es un tejido que almacena y ahorra energía (Biewener, 1998; Sparrow, 2000). Los músculos de fibras cortas también suelen transmitir la fuerza a través de tendones largos, lo que proporciona un ahorro de energía elástica que puede reducir aún más el costo metabólico (Biewener y Gillis, 1999). Sin embargo, existe una compensación, ya que,

aunque una mayor longitud del tendón favorece una mayor recuperación elástica, restringe la capacidad del músculo para controlar los cambios en la longitud (Biewener y Roberts, 2000). La falta de tendón en *Ctenoblepharys* podría tener relevancia en términos de utilización muscular y gasto energético, la ausencia del tendón presentaría mayor gasto energético, pero le brindaría un mayor control muscular (Cutts et al., 1991; Jhon, 1971; Lieber et al., 1992; Sparrow, 2000; Fukunaga et al., 2002).

## DIMORFISMO SEXUAL EN LA MUSCULATURA Y AUTOTOMIA CAUDAL

Valdecantos y Lobo (2015) describieron la presencia de hemiclítoris en hembras *Liolaemus* y *Phymaturus*. En este trabajo como ya se mencionó en el capítulo anterior (órganos copuladores) no solo corroboramos la presencia de hemiclítoris en *Liolaemus* y *Phymaturus*, sino que también los reportamos para *Ctenoblepharys adspersa*, *Tropidurus melanopleurus* y *Diplolaemus leopardinus*. Además, se ha observado que existe una diferenciación sexual con respecto al grado de desarrollo de la musculatura de la región cloacal, como ya habían mencionado Barbadillo et al. (1995), Arnold (1984), Russell et al. (2001); Russell y Bauer (1992), Valdecantos y Lobo (2015).

Las hembras presentan un menor número de vértebras preautotómicas en todas las especies (Se desconoce en *D. leopardinus* y *L. austromendocinus* para las cuales no tenemos preparaciones esqueléticas en este momento), una característica ya mencionada por Barbadillo et al. (1995) y Russell et al. (2001). El origen del músculo caudofemoral está asociado con el comienzo de la primera vértebra caudal (pre-autonómica) (Etheridge, 1967). De acuerdo con Russell y Bauer (1992), Barbadillo et al. (1995), Russell et al. (2001), en las especies que autotomizan, el origen de la caudofemoral y el músculo retractor hemipenis magnus generalmente se extienden a la última vértebra preautotómica, mientras que son más largos en las especies no autotómica. Russell y Bauer (1992) trabajaron con especies

pertenecientes a diferentes familias de Squamata, y observaron que en la especie autotómica el origen del músculo caudofemoral se extiende a la última vértebra preautotómica, con una correlación entre la última vértebra no autotómica y la inserción más distal de este músculo. Destacan la importancia de este músculo en la locomoción del animal porque la autotomía generalmente ocurre posterior al nivel origen. En *Podarcis hispánica*, existe una superposición entre el inicio del origen del músculo caudofemoral longus y la primera vértebra autotómica (Russell et al., 2001). Estos autores argumentan que el músculo no se origina en el hueso o el periostio, sino en una membrana septal circundante, que lo envuelve junto con el músculo retractor del hemipene. Debido a eso, el caudofemoral longus se puede insertar en el nuevo esqueleto del cartílago cuando se regenera la cola (Russell et al., 2001). En las especies estudiadas, encontramos la misma correlación entre la musculatura y el inicio de la autotomía descrita por Russell y Bauer (1992). En las hembras de *C. adspersa*, las vértebras autonómicas comienzan en la quinta vértebra caudal y su músculo retractor hemiclitoris magnus y caudofemoral se extienden hasta la cuarta, mientras que en los machos estos músculos se proyectan más hacia atrás, alcanzando las vértebras séptima y octava (las vértebras autotómicas comienzan en un nivel más posterior que en las hembras). En los machos de *Ctenoblepharys*, el retractor penis magnus alcanza la vértebra caudal séptima a octava justo al nivel de las vértebras autotómicas. Se observó un caso similar en las hembras de *Liolaemus irregularis*, que presentan autotomía caudal desde la sexta vértebra caudal, mientras que en los machos desde la 7ma. Del mismo modo, en los machos de *Phymaturus laurenti* el retractor penis magnus comienza desde la undécima vértebra caudal mientras que en las hembras desde la novena. En *C. adspersa*, el iliocaudal e isquioncaudal alcanzan la séptima vértebra caudal.

El musculos compresor de la glándula fue informado por Arnold (1984) para *Sphenodon punctatus*. En su figura 8 se muestra relacionado con una glándula anal de acuerdo con Gunther (1868) o "glándula de olor" de Gadow (1887). Arnold (1984) informó que tanto los músculos como las glándulas



son más grandes en los machos que en las hembras. Debido a que no mencionó la variación de las glándulas compresoras a través de Squamata, es posible que las haya encontrado en todos los taxones estudiados. Aquí encontramos esta glándula y su músculo asociado solo presente en los machos de los cuatro géneros. Sin embargo, su homología no está clara, debido a los muchos tipos diferentes de glándulas descritas para la región del proctodeo, como las glándulas cloacales, las paracloacales (Sánchez Martínez et al., 2007) y las glándulas “anales” para las serpientes (Gabe y Saint Girons, 1965). Aparentemente, las glándulas cloacales serían importantes en la comunicación química (como en las especies de *Eumeces*, ver Cooper y Vitt, 1984, 1986). La glándula con su músculo asociado se encuentra aquí con una posición lateral ventral, cerca de la esquina de la abertura cloacal. Esta glándula fue descrita histológicamente por Valdecantos et al. (2015), aunque su función sigue siendo desconocida.

## LA ANATOMÍA MUSCULAR Y LA INFORMACIÓN SOBRE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DENTRO DE LIOLAEMIDAE

La posición filogenética de Liolaemidae en el árbol filogenético de los reptiles escamados se modificó en los últimos diez años. Tradicionalmente, se encontraron a los liolémidos relacionados con Tropiduridae, y se asignó la categoría de subfamilia o incluso tribu de Tropiduridae (Etheridge y de Queiroz, 1988; Frost y Etheridge, 1989). Los análisis moleculares, sin embargo, recuperan a Leiosauridae y Opluridae como taxones más estrechamente relacionados con Liolaemidae (Gauthier et al., 2012; Wiens et al., 2012; Pyron et al., 2013; Reeder et al., 2015). Para evaluar el cambio evolutivo de los caracteres dentro de Liolaemidae utilizamos *T. melanopleurus* y *D. leopardinus* como grupos externo; desafortunadamente no pudimos obtener ninguna especie de Opluridae, por lo tanto, es un objetivo futuro de esta investigación. Los caracteres musculares no apoyan la monofilia de los géneros *Liolaemus* y

*Phymaturus* (ver Figura 31 C). Existe información contradictoria, la anatomía estudiada aquí apoya a la monofilia de la familia, pero relaciona a *Ctenoblepharys* con *Liolaemus* y rompe la monofilia de *Phymaturus*. La relación de *Ctenoblepharys* como taxón hermano de *Liolaemus* fue recuperada por Frost y Etheridge (1989, p.26, Figura 14). Estos autores, además, mencionan una característica ya señalada por Arnold (1984) como posible sinapomorfía para el “grupo” *Liolaemus* (Actualmente familia Liolaemidae), “el músculo retractor lateral posterior presenta una inserción carnosa bien definida”, este carácter está más desarrollado en *Liolaemus* y *Ctenoblepharys* que en *Phymaturus*. Observamos la misma morfología e inserción muscular en todos los géneros estudiados. Aquí encontramos varios otros caracteres derivados compartidos por estos dos géneros (*Ctenoblepharys* y *Liolaemus*) (Figura 31 A, B). La recuperación de esta relación no es rara porque en el pasado *C. adspersa* se relacionó con otras especies ahora consideradas como *Liolaemus* (ver Etheridge, 1995). Existe una gran similitud fenotípica entre las especies del grupo *L. anomalus* (actualmente dentro de la serie *L. boulengeri* y anteriormente ubicadas en otro género actualmente no válido llamado *Phrynosaura*) y *Ctenoblepharys*, así como con ciertas especies que habitan en los desiertos del norte de Chile (Etheridge, 1995) no muy lejos de la localidad tipo de *C. adspersa*. Los análisis moleculares no son decisivos, ya que muestran una politomía entre los tres géneros (Schulte et al., 2003) y Pyron et al. (2013) usando los mismos fragmentos de Schulte et al. (2003), realizando máxima verosimilitud, encontraron a *C. adspersa* como basal. No se han utilizado hasta ahora los loci más informativos (12S, ND4, Cytb, COI o incluso nucleares) para estas especies. Desde un punto de vista biogeográfico, se realizaron análisis aplicando métodos de optimización de áreas ancestrales que obtuvieron resultados contradictorios porque si *C. adspersa* se encuentra en desiertos costeros del Perú, mientras que el resto de los grupos basales de *Phymaturus* y *Liolaemus* habitan en el sur de Sudamérica, región de la Patagonia (por ejemplo, Díaz Gómez, 2009) de acuerdo a estos

resultados cambiaría el área ancestral. Teniendo en cuenta la evidencia analizada anteriormente, consideramos necesarios más estudios morfológicos y moleculares para resolver esta controversia.

## PERSPECTIVAS FUTURAS Y POTENCIALES DERIVACIONES MORFO-FUNCIONALES DE LA ANATOMÍA ESTUDIADA

El objetivo principal de este capítulo es explicar las características anatómicas de los músculos en los géneros y grupos externos de liolaémidos e informar la variación y los cambios evolutivos ocurridos. Consideramos este estudio como el primer paso para comenzar la investigación de otros temas interesantes como los aspectos morfo funcionales de nuestros hallazgos anatómicos. De los datos tomados en esta tesis surgen varias preguntas para ser consideradas en futuros estudios. Por ejemplo: ¿es el hemiclítoris en las hembras funcional? En este trabajo se describe la pérdida y / o reducción de los músculos (los homólogos en los machos) relacionados con su eversión y retracción (RPM, RLA, RLP, TPN), una contraparte interesante para el estudio sería determinar si las inervaciones motoras o sensitivas de estas fibras reducidas están reducidas o perdidas, y también si existen terminales nerviosos sensibles en la superficie del hemiclítoris.

Hacen falta más estudios que analicen los movimientos que involucran la apertura cloacal durante la expulsión de las heces, la puesta de huevos o el parto, o incluso durante la intromisión de los hemipenes cuando se produce la cópula. Entonces, dada la variación entre los taxones en todas estas instancias fisiológicas y mecánicas, ¿cómo se relacionan las variaciones en los músculos relacionados con la cloaca que se estudiaron aquí?

Las observaciones sobre la copula de los liolémidos son bastante restringidas y se basan en vistas ocasionales en el campo. Sin embargo, muchas especies de *Liolaemus* sostienen sus colas hacia arriba durante las carreras y durante el apareamiento suelen enrollarse ambas colas - las especies de *Liolaemus* estudiadas son más rápidas para la carrera que las de *Phymaturus* (Tulli et al., 2008) y la mayoría no son saxícolas como *Phymaturus* - lo que podría demostrar una mayor flexibilidad y plasticidad de movimientos en un género con respecto al otro. Las especies de *Liolaemus* muy a menudo hacen un movimiento lateral nervioso (especialmente de su cola) durante encuentros inter e intraespecíficos (Halloy et al., 2013). No se registraron estos movimientos de la cola en 15 años de observar especies de *Phymaturus* en su hábitat (comentario de F. Lobo). Las colas de *Phymaturus* son anchas y se ven más pesadas, y están rígidamente armadas con escamas espinosas que podrían impedir la flexibilidad de los movimientos. Casi no hay informes sobre la cópula de *Phymaturus* a excepción de Eisenberg y Werning (2012) quienes mantuvieron en cautividad a machos y hembras de *Phymaturus cf. palluma* (de Termas de Chillan) y logran una reproducción exitosa. Aparentemente las colas de macho y hembra no se entrelazan entre sí, como hemos visto en ciertas especies de *Liolaemus* (ver Figura 3 de Eisenberg y Werning, 2012), por lo tanto, los movimientos de la cola son más limitados que en las especies de *Liolaemus* durante la locomoción y también durante la cópula. Las diferencias que se encuentran aquí en los músculos de la cola entre *Phymaturus* y *Liolaemus* (que son: mayor extensión de ischiocaudalis, iliocaudal, retractor hemipenis magnus y músculos caudofemoral) podrían tener alguna relación con el patrón de movimientos mencionado anteriormente.

Poner a prueba la hipótesis llave-cerradura, ¿la variación en tamaño y forma de hemipenes entre géneros y especies, se correlaciona con el tamaño, forma y volumen de la cámara cloacal en las hembras?, en este momento no hay estudios en la literatura que muestren y establezcan estas equivalencias en lagartos.

El origen de los retractores laterales del hemipene en varias vértebras (más que en otros taxones, por ejemplo, en *C. adspersa*, *P. laurenti*) probablemente asegure una retracción más rápida del órgano después de la cópula (este músculo al igual que el RPM se cree están involucrados en la retracción de los hemipenes), teniendo en cuenta el poco tiempo que lleva el apareamiento y su exposición para los depredadores, durante este lapso de tiempo, este hecho podría ser importante. Evaluar esta hipótesis requiere un diseño integrado de la investigación porque se necesita conocer en detalle la duración del apareamiento, la presencia y la actividad de los depredadores, la distancia y el tipo de refugios. En el caso de *Tropidurus melanopleurus*, los retractores laterales del hemipene están ausentes, y la función de retracción completa se basa en su retractor magnus, ¿este músculo está más desarrollado que en otras lagartijas? ¿Presenta fibras rápidas?, sus áreas de origen e inserción no son diferentes de las de otras especies, pero no se sabe nada sobre la masa muscular o el volumen o la composición de las fibras; por ejemplo, es probable que existan fibras glicolíticas rápidas, fibras oxidativas rápidas y/o oxidativas lentas (como lo describe Hingman et al., 2011, para el gastronemio y iliofibularis en *Sceloporus woodi*).

## LITERATURA CITADA

Abdala, C. and S. Quinteros. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. Cuaderno de herpetología 28 (2): 55–82.

Abdala, V and S. Moro. 2003. A cladistic analysis of ten lizard families (Reptilia: Squamata) based on cranial musculature. Russian Journal of Herpetology 10(1): 53–73.

Abdala, V; Abdala, C. and M. J. Tulli. 2006. Muscular characters in the phylogeny of *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaemidae): a reappraisal. Zootaxa 1205: 55–68.

- Arnold, E. N. 1983. Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology 44: 291–339.
- Arnold, E. N. 1984. Variation in the cloacal and hemipenial muscles of lizard and its bearing on their relationships. Symposia of the Zoological Society of London 52: 47–85.
- Arnold, E. N. 1986. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) structure, variation and systematic implications. Journal of Natural History 20: 1221–1257.
- Barbadillo, L. J., D. Bauwens, F. Barahona and M. J. Sanchez–Herraiz. 1995. Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. Journal of Zoology of London 236: 83–93.
- Biewener A.A., Roberts, T.J. 2000. Muscle and tendon contributions to force, work, and elastic anergy saving: A comparative perspective. In Exercise and Sport Science Reviews. The American College of Sports Medicine 28(3): 99–107.
- Biewener, A.A. 1998. Muscle Function in vivo: A Comparison of Muscles used for Elastic Energy Savings versus Muscles Used to Generate Mechanical Power. American Zoologist 38:703–717.
- Biewener, A.A., Gillis GB. 1999. Dynamics of muscle function during locomotion: accommodating variable conditions. The Journal of Experimental Biology 202: 3387–3396.
- Bock, W.J. and C. R. Shear. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. Anatomischer Anzeiger 130: 222–227.
- Böhme, W. 1988. Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. Bonner Zoologische Monographien 27: 1–176.
- Bonino, M. F; Moreno Azocar, D. F; Tulli, M. J; Abdala, C. S; Perotti, M. G. and F. B. Cruz. 2011. Running in Cold Weather: Morphology, Thermal Biology, and Performance in the Southernmost

Lizard Clade in the World (*Liolaemus lineomaculatus* Section: Liolaemini: Iguania). Journal of Experimental Zoology 315:495–503.

Boretto, J. M., Ibargüengoytía, N. R., Acosta, J. C., Blanco, G. M., Villavicencio, J. and J. A. Marinero, 2007. Reproductive biology and sexual dimorphism of a high–altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. Amphibia–Reptilia 28: 427–432.

Cei, J. M. 1986. Reptiles del centro. Centro–oeste y sur de la Argentina. Museo regionale di Scienze naturali. Torino, Italy 14: 527.

Cei, J. M. 1993. Reptiles del noroeste. Nordeste y este de la Argentina. Museo regionale di Scienze naturali. Torino, Italy 14: 949.

Conrad, J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. Bulletin of the American Museum of Natural History 310: 1–182.

Cooper, W. E. Jr and Vitt, L. J. 1984. Detection of conspecific odors by the female broadheaded skink, *Eumeces laticeps*. Journal of Experimental Zoology 229: 49–54.

Cooper, W. E. Jr and Vitt, L. J. 1986. Interspecific odor discrimination by a lizard (*Eumeces laticeps*). Animal Behavior 34: 367–376.

Cruz, F. B., L. Belver, J. C. Acosta, H. J. Villavicencio, G. Blanco, and M. G. Cánovas. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? Zoology 112: 425–432.

Da Silva, C. M. and L. Verrastro. 2007. Descricao do esqueleto axial de *Liolaemus arambarensis*, Verrastro, Veronese, Bujes & Diaz Filho (Iguania: Liolaemidae): regioes presacral y sacral. Revista Brasileira de Zoologia, 24(1): 1–11.

Díaz Gómez, J. M. 2007. Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the argentinian puna. South American Journal of Herpetology 2(1): 59–68.



- Díaz Gómez, J. M. 2009. Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and patagonian South America. *Zoologica Scripta* 38(1):1–7.
- Dowling, H. G., and J. M. Savage. 1960. A guide of the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica* 45: 17–28.
- Eisenberg, T. and H. Werning. 2012. *Phymaturus* cf. *palluma* in captivity: observations on its reproduction and biology. *Salamandra* 48(4): 198–206.
- Etheridge, R. 1967. Lizard Caudal Vertebrae. *Copeia* 4:699–721.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of the Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1–34.
- Frost, D. R. and R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publication* 81: 1–65.
- Frutos, N.; L. A. Camporro and L. J. Avila. 2007. *Ámbito de hogar de Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana* 71(2): 142–149.
- Fukunaga, T., Y. Kawakami, K. Kubo, and H. Kanehisa. 2002. Muscle and tendon interactions during human movements. *Exercise & Sport Sciences Reviews* 30 (3): 106–110.
- Gabe, M. and Saint-Girons, H. 1965. Contribution à la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermoïdes de la région cloacale chez les lépidosauriens. *Mémoires Du Muséum National d'histoire Naturelle, Série A: Zoologie* 33: 151–292.
- Gadow, H. 1887. Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the amniota. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 178: 5–37. doi: 10.1098/rstb.1887.0002.
- Gauthier, J. A., M. Kearney, J. A. Maisano, O. Rieppel and A. D. B. Behlke. 2012. Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53 (1): 3–308.

Goloboff, P., J. Farris and K. Nixon. 2003. TNT: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation available from the authors and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny).

Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.

González Marín, A. and A. Hernando. 2016. Osteología craneal de *Liolaemus azarae* Avila 2003 (Squamata: Liolaemidae): Aportes a la variación morfológica del género. *Boletín Sociedad Zoológica de Uruguay* (2ª época) 25 (1): 52–60.

Grazziotin, F. G., H. Zaher, R. W. Murphy, G. Scrocchi, M. A. Benavides, Y. Zhang, and S. L. Bonatto. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 1: 1–23.

Günther, A. 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Phil. Trans. R. Soc. (B)* 178: 5–35.

Habit, E. M. and Ortiz, J. 1996. Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia: Tropiduridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 67: 7–14.

Haines, H. W. 1935. Some muscular changes in the tail and thigh of reptiles and mammals. *Journal of Morphology* 58(2): 355–383.

Higham, T. E.; P. G. Korchari and L. D. McBrayer. 2011. How muscles define maximum running performance in lizards: an analysis using swing- and stance-phase muscles. *The Journal of Experimental Biology* 214:1685–1691.

Kacoliris, F.; J. Williams and A. Molinari. 2010. Selection of key features of vegetation and escape behavior in the Sand Dune Lizard (*Liolaemus multimaculatus*). *Animal Biology* 60:157–167.

Kasperoviczus, K, N., L. C. dos Santos, and S. M. Almeida–Santos. 2011. First report of hemiclitores in a female of the amphisbaenian *Amphisbaena microcephala* (Wagler, 1824). *Herpetology Notes* 4: 41–43.

Keller, C. and L. Krause. 1986. The appendicular skeleton of *Liolaemus occipitalis* Boulenger 1885 (Sauria, Iguanidae). *Revista Brasileira de Biologia* (Rio de Janeiro) 46(4):727–740.

Klaver, C. J., and W. Böhme. 1986. Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. *Bonner Zoologische Monographien* 22:1–64.

Lereboullet, D. A. (1851). *Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés* (Vol. 21). Weber.

Lieber, RL, Brown CG, Trestik CL. 1992. Model of muscle-tendon interaction during frog semitendinosus fixed-end contractions. *Journal of Biomechanics* 25(4): 421–428.

Lobo, F. 2000. la Ornamentación de los Hemipenes en *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae). *Cuadernos de Herpetología* 14(2):145–151.

Lobo, F. and C. Abdala. 2001. Variación morfológica en el esqueleto de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). Búsqueda y descripción de caracteres. *Cuadernos de Herpetología* 15:119–135.

Lobo, F. and C. Abdala. 2002. La información cladística de un set de datos morfológicos en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 16:137–150.

Lobo, F., C. Abdala, and S. Valdecantos. 2012. Morphological diversity and phylogenetic relationships within a south–american clade of iguanian lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zootaxa* 3315: 1–41.

Lobo, F., D. A. Barrasso, T. Hibbard and N. G. Basso. 2016. On the evolution and diversification of an Andean clade of reptiles: combining morphology and DNA sequences of the *palluma* group (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zoological Journal of the Linnean Society* 176:648–673.

Lobo, F., Espinoza, R. E. and A. S. Quinteros. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549:1–30.

Morando, M., L. J. Avila, C. H. F. Pérez, M. A. Hawkins, and J. W. Sites Jr. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): Implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 694–714.

Moro, S. and V. Abdala, 1998. Cranial Myology of some Species of *Liolaemus* and *Phymaturus* (Squamata: Tropiduridae: Liolaemidae). *Amphibia–Reptilia* 19: 171–192.

Pesantes, O. S. 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *Journal of Herpetology* 28: 93–95.

Presch, W. 1978. Descriptions of the hemipenial morphology in eight species of microteiid lizards (Family Teiidae, subfamily Gymnophthalminae). *Herpetologica* 34: 108–112.

Pyron, R. A.; Burbrink, F. T. and J. J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93. DOI: 10.1186/1471–2148–13–93.

Reeder, T.W., T. M. Townsend, D. G. Mulcahy, B. P. Noonan, P. L. Wood, J. W. Sites, and J. J. Wiens. 2015. Integrated Analyses Resolve Conflicts over Squamate Reptile Phylogeny and Reveal Unexpected Placements for Fossil Taxa. *PLoS ONE* 10(3): e0118199. doi: 10.1371/journal.pone.0118199.

Ritzman, T. B., L. K. Stroik, E. Julik, E. D. Hutchins, E. Lasku, D. F. Denardo, J. Wilson–Rawls, J. A. Rawls, K. Kusumi, and R. E. Fisher. 2012. The Gross Anatomy of the Original and Regenerated Tail in the Green Anole (*Anolis carolinensis*). *The Anatomical Record* 295:1596–1608.

Rösler, H., & Böhme, W. (2006). Peculiarities of the hemipenes of the gekkonid lizard genera *Aristelliger* Cope, 1861 and *Uroplatus* Duméril, 1806. In *Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica* 121–124.

Russell, A. P., & Bauer, A. M. (1992). The m. caudifemoralis longus and its relationship to caudal autotomy and locomotion in lizards (Reptilia: Sauna). *Journal of Zoology* 227(1): 127–143.

Russell, A. P., P. J. Bergmann, and L. J. Barbadillo. 2001. Maximal Caudal Autotomy in *Podarcis hispanica* (Lacertidae): The Caudofemoralis Muscle Is Not Sundered. *Copeia* 1:154–163.

Sánchez–Martínez, P. M.; M. P. Ramírez–Pinilla and D. F. Miranda–Esquivel. 2007. Comparative histology of the vaginal–cloacal region in Squamata and its phylogenetic implications. *Acta Zoologica* (Stockholm) 88: 289–307.

Savage, J. M. 1997. On terminology for the description of the hemipenes of squamate reptiles. *Herpetological Journal* 7: 23–25.

Schulte, II, J. A., Valladares, J. P. and A. Larson. 2003. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* 59: 399–419.

Simoes–Lopez, P. C. A. & L. Krause. 1988. Osteologia do sincranio de *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885 (Sauria, Iguanidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 5(4):491–508.

Townsed, T. M.; Mulcahy, D. G.; Noonan, B. P.; Sites Jr. J. W.; Kuczynski, J. J. and T. W. Reeder. 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species–tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 363–380.

Tulli, M. J.; F. B. Cruz; A. Herrel; B. Vanhooydonck and V. Abdala. 2009. The interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards *Zoology* 112:379–392.

Tulli, M. J.; V. Abdala; F. B. Cruz. 2012. Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. *Journal of Experimental Biology*. 215: 774-784; doi: 10.1242/jeb.065490.

Uzzell, T. 1973. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). *Postilla* 159: 1–67.

Valdecantos, S. and F. Lobo 2015. First Report of Hemiclitores in Females of South American Liolaemid Lizards. *Journal of Herpetology* 49(2): 291–294.

Valdecantos, S.; V. Martínez and A. Labra. 2015. Description of a proctodeal gland present in three South American *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae). *Salamandra* 51(2):182–186.

Valdecantos, S.; V. Martínez; F. Lobo and F. B. Cruz. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38: 126–134.

Vanhooydonck, B.; Cruz, F. B.; Abdala, C. S.; Moreno Azócar, D. L.; Bonino M. F. and A. Herrel. 2010. Sex-specific Evolution of Bite Performance in *Liolaemus* Lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 461–475.

Vidal, M. A., Habit, E., Victoriano, P.; González-Gajardo, A. and J. C. Ortiz. 2010. Thermoregulation and activity pattern of the high-mountain lizard *Phymaturus palluma* (Tropiduridae) in Chile. *Zoologia* 27:13–18.

Wiens, J. J., Hutter, C. R., Mulcahy, D. G., Noonan, B. P., Townsend, T. M., Sites, J. W., and T. W Reeder. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology letters* 8(6): 1043–1046.

Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240: 1–168.

Zaher, H. and A. L. C. Prudente. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetological Review* 34 (4): 302–307.

Zheng, Y., and J. J. Wiens. 2015. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009>.

Ziegler, T., and W. Böhme. 1999. Genitalstrukturen und Paarungsbiologie bei squamaten Reptilien, speziell den Platynota, mit Bemerkungen zur Systematik— Mertensiella, Rheinbach 8: 1–207.



### CAPITULO III:

#### NERVIOS DE LA REGIÓN LUMBOSACRA

Foto: Cristian Abdala



## RESUMEN ESPAÑOL

Existen muy pocos trabajos publicados que describan la anatomía neuromuscular de lagartos. En este caso se estudió la neuroanatomía junto con la anatomía muscular de varias especies de Iguanios (*Liolaemus* y *Phymaturus* pertenecientes a la familia Liolaemidae, *Tropidurus* y *Stenocercus* como representantes de la familia Tropiduridae, y *Diplolaemus* como representante de la familia Leiosauridae). En base a tinciones diferenciadas de Sudan Black B y disecciones convencionales. Entre los resultados más destacados se puede remarcar la existencia de un patrón neuronal del plexo lumbosacro característico de Liolaemidae. Además, se encontró que en el género *Liolaemus* y *Stenocercus* en el plexo lumbosacro está compuesto por 5 pares de nervios espinales mientras que en *Diplolaemus*, *Phymaturus*, y *Tropidurus* está compuesto por 6 pares de nervios espinales (a partir de vértebras presacras, sacras y caudales). No se encontraron diferencias sexuales entre machos y hembras en las especies estudiadas. Se caracterizaron dos patrones de innervación nerviosa de la región dorsal del zeugopodio a partir del nervio ciático. Una característica de Liolaemidae y *Diplolaemus* en la que el nervio tibialis es reemplazado por el interóseo, pasa por la región interna de la articulación de la rodilla. La otra presente en Tropiduridae, donde el tibialis pasa por la región lateral de la articulación de la rodilla. Se registran diferencias en cuanto a la procedencia de los nervios espinales que constituyen el plexo (correspondientes a cuáles vértebras están involucradas). En algunos casos el patrón de nervios involucrados incluye hasta vértebras caudales. La mayor contribución de este capítulo es proporcionar una descripción detallada de los nervios desde la vértebra hasta el músculo que inerva.

## RESUMEN INGLES

There are very few published studies that describe the neuromuscular anatomy of lizards. In this case, neuroanatomy was studied together with the muscular anatomy of several species of Iguanians (*Liolaemus* and *Phymaturus* belonging to Liolaemidae, *Tropidurus* and *Stenocercus* as representatives of Tropiduridae, and *Diplolaemus* as a representative of Leiosauridae). Based on Sudan Black B stains and conventional dissections, the post-cranial neuromuscular anatomy of the lumbosacral region is described. Among the most outstanding results is the existence of a neuronal pattern of the lumbosacral plexus characteristic of Liolaemidae. In addition, it was found that in the genus *Liolaemus* the lumbosacral plexus is composed of 5 pairs of spinal nerves while in *Phymaturus*, *Tropidurus*, *Stenocercus* and *Diplolaemus* is composed of 6 pairs of spinal nerves (from presacral, sacral and caudal vertebrae). No sex differences were found between males and females in the species studied. Two patterns of nervous innervation of the dorsal region of the zeugopodium were found from the sciatic nerve. A characteristic of Liolaemidae and Leiosauridae in which the tibialis nerve is replaced by the interosseous, passes through the inner region of the knee joint. The other characteristic of Tropiduridae, where tibialis passes through the lateral region of the knee joint. We find a difference in the origin of the spinal nerves that constitute the plexus (corresponding to which vertebrae). In some cases, the pattern of nerves involved includes up to caudal vertebrae. The greatest contribution of this chapter is to provide a detailed description of plexus nerves pathways from their origins at the vertebral column to the muscles that innervates.

## INTRODUCCIÓN

Los componentes del sistema nervioso (SN) en reptiles, como en otros vertebrados, son: sistema nervioso central (SNC) que incluye linealmente al encéfalo y la médula espinal; y sistema nervioso periférico (SNP) que incluye todos los tejidos y estructuras nerviosas fuera del SNC. Como en otros vertebrados, los axones que viajan juntos en el SNC se denominan tractos nerviosos, y los axones en el SNP son nervios. Los nervios que entran o salen de la caja craneal son nervios craneales mientras que los que surgen de la médula espinal son nervios espinales. Los nervios que llevan información al SNC son nervios sensoriales (aférentes) y aquellos portadores de señales desde el SNC son nervios motores (eferentes) (Getty, 1986; Torrey, 1987; Wyneken, 2003, 2007).

El sistema nervioso junto con el sistema endocrino es el responsable de todas las actividades de un organismo. El proceso de funcionamiento del sistema nervioso es el siguiente: Recepción de la información (estímulos) del exterior y del interior del cuerpo mediante los receptores sensoriales. Transmisión al encéfalo y la médula espinal mediante impulsos nerviosos. Elaboración de las respuestas ante tales estímulos. Transmisión de las órdenes a los órganos efectores (músculos y glándulas) para que se ejecuten. Desde el punto de vista funcional, el sistema nervioso se divide en dos partes: Sistema nervioso somático o voluntario y Sistema nervioso autónomo o involuntario (Gans, 1979; Nieuwenhuys, et al., 1988a y b; Kardong, 1999).

El SN reptiliano es moderadamente simple en su estructura, pero permite una gran diversidad funcional en comportamientos específicos y adaptación a diversos nichos (Wyneken, 2003, 2007; Gordon et al., 2017). Aunque hay una cierta cantidad de especializaciones entre los reptiles, es más similar entre reptiles que entre otros vertebrados (Renous Lecuru, 1972). Superpuesto sobre esta uniformidad morfológica y similitudes funcionales existen variaciones significativas que reflejan diferencias en la

estructura corporal y la historia evolutiva de las tortugas, serpientes, lagartos, cocodrilos y tuatara (Wyneken, 2007).

El cerebro y la médula espinal se encuentran bañados por el líquido cerebroespinal producido por el plexo coroide y la médula espinal se extiende por todo el canal vertebral, incluso en la cola. En las regiones de transición cervicotorácica y lumbosacra de los reptiles y mamíferos se observan dos intumescencias de la médula espinal, que forman los plexos braquial y lumbosacro respectivamente (Wyneken, 2007). Los nervios espinales están formados por las raíces nerviosas ventrales y dorsales. Estas redes de nervios espinales interconectados, los plexos, se asocian con el control de las extremidades (Reese, 1915; Hildebrand, 1974).

El plexo braquial o torácico surge de los nervios espinales cervicales más posteriores. Estos nervios cervicales forman una red compleja que inervan los músculos del hombro y la extremidad anterior y envían ramas a los músculos respiratorios (Romer, 1986; Hyman, 1942).

El plexo sacro o lumbosacro en reptiles surge de entre cuatro a seis ramas de los nervios espinales asociados con la última vértebra del tronco y las vértebras sacras (Romer, 1986; Hyman, 1942; Renous Lecuru, 1972; Akita, 1992; Arantes 2016). Estos nervios se dividen, y las partes se interconectan varias veces a medida que los nervios pasan a la región inguinal, músculos pélvicos y las extremidades posteriores (Akita, 1992; Arantes 2016). Las primeras raíces nerviosas (anteriores) del plexo dan lugar al nervio obturador y femoral que inervan los músculos de la región anterior del muslo, y las raíces nerviosas posteriores dan lugar al nervio isquiático, que corre hacia los músculos del ilion y luego se divide para formar los nervios peroneo y tibial. Estas raíces nerviosas se interconectan para proporcionar inervaciones importantes (a través de los nervios crural, femoral y tibial) a los músculos inguinales, aductores del muslo y extensores de la pierna (Hyman, 1942; Akita, 1992; Arantes 2016).

Desde el punto de vista estructural, los caracteres anatómicos relacionados con el sistema nervioso post-cefálico en los cordados han sido muy poco estudiados. En mamíferos podemos mencionar a Barros et al. (2003), para *Cebus apella*, Santos et al. (2006), para *Kerodon rupestres*, Aydin (2009), para *Hystrix cristata*, quienes describen el plexo lumbosacro en mamíferos. En reptiles, a pesar de la gran biodiversidad y variaciones morfológicas, existen muy pocos trabajos acerca de la anatomía de los plexos nerviosos, más de la mitad de ellos resultan de tesis de grado o doctorado, algunos aún no publicados en revistas científicas (Renous Lecuru, 1972; Akita, 1992; Díaz, 1996; Jerez 2007; Arantes, 2016). Renous Lecuru (1972) realizó el trabajo más extenso sobre la anatomía de esta región. Sus resultados indican la importancia de este set de datos para reconstrucciones filogenéticas. Esta autora realizó descripciones del plexo brachial de muchas especies de lagartos, con un pequeño apartado para el plexo lumbosacro sin realizar una descripción morfológica detallada, solo menciona que están formados por las ramas ventrales de los nervios espinales que emergen entre las vértebras sacras y las lumbares. Además, distingue los siguientes nervios encargados de la inervación de los miembros posteriores: n. fibular, n. externo e interno, n. medio, n. peroneo e interóseo. Akita (1992), describe el plexo lumbosacro para *Iguana iguana* y *Varanus dumerillii*. Díaz (1996) describe principalmente el plexo brachial con comentarios menores sobre el lumbosacro de *Pantodactylus schreibersi parkerii* (actualmente *Cercosaura parkerii*) con mención a los plexos de *Liolaemus alticolor* (Actualmente *L. ramirezae*), *Homonota darwinii* y *H. horrida*. Posterior a este último trabajo Jerez (2007) en su trabajo de tesis sobre el desarrollo y plan estructural en *Mabuya mabouya* describe los plexos nerviosos para tres especies de scincidos (*Mabuya mabouya*, *Trachylepis maculilabris* y *Feylinia grandisquamis*). El trabajo más reciente sobre los plexos nerviosos lo realizó Arantes (2016) en su tesis doctoral, en la que describe el plexo brachial y lumbosacro de *Iguana Iguana*. De esta tesis se desprende un trabajo recientemente publicado Arantes (2017), que incluye la descripción del plexo brachial de esa especie.

Tal como lo menciona Renous Lecuru (1972), la variación encontrada en la formación de los plexos nerviosos puede ser usada en reconstrucciones filogenéticas. Estes et al. (1988), Etheridge y de Queiroz (1988) y recientemente Gauthier et al. (2012) utilizaron dos caracteres nerviosos para realizar estudios filogenéticos, ambos tomados de Renous Lecuru (1972). El primero está asociado a las extremidades anteriores “variación en el origen y trayectoria del nervio ulnar” y el segundo asociado a las extremidades posteriores mencionando que en algunas especies el “nervio interóseo reemplaza al nervio peroneo y presenta una trayectoria distinta a éste” (Renous Lecuru, 1972).

A pesar de los estudios anteriormente mencionados, dada la diversidad de reptiles, el conocimiento de los plexos nerviosos y en particular el plexo lumbosacro es prácticamente nulo. Es por eso que esta tesis proporciona una descripción detallada de la innervación y la disposición de la musculatura de la región lumbosacra y de los miembros posteriores en lagartos pertenecientes al infraorden Iguania (Liolaemidae, Tropiduridae y Leiosauridae).

El estudio anatómico del sistema neuromuscular de la región lumbosacra, así como también el seguimiento de los nervios hasta el músculo al que inervan es importante desde diversos puntos de vista: por un lado, nos permite entender cómo este complejo sistema interactúa con el sistema muscular (responsable de efectuar la acción); por otro lado, desde una perspectiva sistemática-taxonomica se pueden utilizar en un contexto filogenético, permitiendo trazar hipótesis de homologías. Este capítulo presenta un punto de partida para futuros estudios más detallados sobre la innervación de los músculos de la región cloacal.

## MATERIALES Y MÉTODOS



## MATERIAL BIOLÓGICO

La selección de especies a estudiar se realizó en función de las hipótesis filogenéticas de los Iguánidos. Se seleccionaron representantes de los diferentes géneros y subgéneros de este grupo de lagartos. Se seleccionó a *Liolaemus yanalcu* como representante del subgénero *Liolaemus* sensu stricto, y a *L. multicolor* y *L. albiceps* como representantes del subgénero *Eulaemus* (serie *L. montanus* y *L. boulengeri* respectivamente). Para el género *Phymaturus* se seleccionó a *P. laurenti* como representante del grupo *P. palluma* y *P. felixi* y *P. sitesi* como representantes del grupo *P. patagonicus* (grupo *P. indistinctus* y *P. payunia* respectivamente). Además, se estudiaron ejemplares de *Tropidurus melanopleurus* y *Stenocercus doellojuradoi* como representantes de la familia Tropiduridae y *Diplolaemus leopardinus* como representante de la familia Leiosauridae (para detalles sobre las especies estudiadas ver apéndice capítulo 3).

Todos los ejemplares estudiados en este capítulo se encuentran depositados en la colección herpetológica del museo de ciencias naturales de Salta (MCN-UNSa) e instituto de Bio y Geo ciencias del NOA (IBIGEO).

## TINCIONES DIFERENCIALES

Para la observación de los nervios se utilizaron dos técnicas: tinción diferencia de Sudan Black B y disecciones convencionales.

Las tinciones con Sudan Black B permiten colorear de manera diferenciar los nervios a la vez que se logra un transparentado de los músculos (Nishikagua, 1987, Filipsky y Wilson, 1984, 1985, 1986).

Estos protocolos permiten además poder teñir diferencialmente a huesos y cartílagos (Song y Parenti, 1995).

Protocolo Sudan Black (modificado de Filipsky y Wilson, 1986). Materiales utilizados Tinción de sudan black, alcohol 70%, Glicerina 40%, Glicerina 70%. Mecanismo de maceración (puede usarse Tripsina diluida en agua destilada o Hidróxido de potasio). Puede utilizarse en especímenes frescos o en especímenes de colección. Extraer pieles y eviscerar. Realizar lavados con agua destilada por 24 horas. Macerar en solución de tripsina 0,5g cada 100ml de agua destilada (no es necesario que en este punto el ejemplar quede totalmente transparentado). Lavar con agua destilada por 24 horas. Tinción: en este punto se puede realizar las tinciones de hueso y cartílago previo a la tinción con sudan black por tiempo necesario según el tamaño del ejemplar. Teñir con sudan black por tiempo necesario. Realizar lavados en una batería de etanol. Lavar con agua destilada. En caso de que se requiera volver a macerar. La limpieza final y la conservación hacerla en una batería de glicerina con agua destilada (40%, 70%, 100%)

Dado que existen restricciones para la tinción de Sudan Black tales como el tamaño de los especímenes, y también para realizar comparaciones entre ambas técnicas, en algunos casos se procedió a realizar disecciones convencionales, con pinzas y bisturí bajo un estereoscopio.

## TOMA DE IMÁGENES

Las imágenes digitales de los nervios se obtuvieron usando una cámara (Olympus DP25) unida a un estereomicroscopio. Las mediciones se realizaron usando un calibre digital (0.02 mm de precisión) y un ocular micrométrico.

## IDENTIFICACION DE LOS NERVIOS

Para la determinación e identificación de los nervios del plexo lumbosacro, se siguió los trabajos Renous Lecurur (1972), Akita, (1992), Baumel et al. (1993) y Arantes (2016). En *Liolaemus yanalcu*, *L. albiceps*, *L. multicolor* y *Phymaturus laurenti* en los que se contó con varios ejemplares diafanizados se pudo hacer un conteo de las vértebras presacras y se realizó un promedio. En las otras especies en las que no se contó con material suficiente para realizar un conteo de vértebras presacras, se nombran a los nervios según la vértebra en la que emerge (por ejemplo, PS2: vertebra presacra 2, S1: Sacra 1, Y C1: Caudal 1). Dado que los nervios se dividen y se conectan con otros, utilizamos un numero para referirnos a una rama así, por ejemplo: PS12 hacemos referencia a la rama 2 del nervio pre sacro 1, (se numera correlativamente en sentido antero-posterior) y utilizamos un guion (-) para hacer referencia a una unión, por ejemplo, a la que existe entre la rama 2 del nervio caudal 1 y el nervio caudal 2 es: C12-C2 como se muestra en la tabla 1 (figura 34).

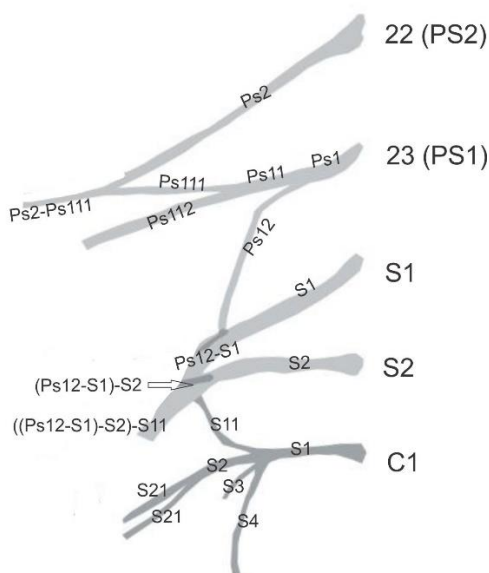


Figura 34. Esquema sobre la terminología usada para los nervios según Akita (1992); Díaz, 1996; Jerez 2007; Arantes, 2016. En los casos en los que se pudo contar el número de vertebrae presacras se usa su número por ejemplo 22 y 23, en los casos en los que no se pudo determinar el número de vertebrae

presacras se las nombra postero-anteriamente así Ps1 es primer vertebra anterior a la sacra 1. Las vértebras sacras siempre se nombran como S1 para la primera sacra y S2 para la segunda sacra en sentido antero-posterior. En el caso de las caudales se los nombra en sentido antero posterior siendo la primera la C1. En el esquema se muestra además como se nombran las ramificaciones de los nervios (agregando un número) por ejemplo Ps12 hace referencia a la rama dos del nervio Ps1. Para referirnos a las uniones de los nervios usamos un guion: Ps12-S1 hace referencia a la unión entre la rama dos de la vértebra presacra 1 y la sacra 1.

Para identificar y nombrar los músculos de los miembros posteriores se siguió lo sugerido por Hoyos (2000) y para la identificación de los músculos de la región cloacal a Arnold (1986), y Quipildor et al. (2018)

## RESULTADOS

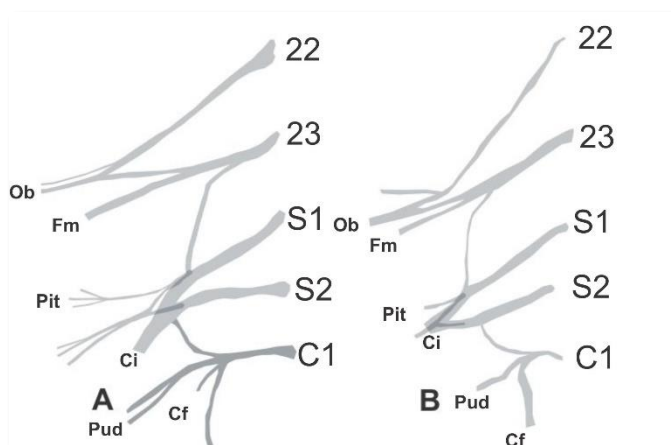
Muchos músculos reciben inervaciones múltiples provenientes del plexo lumbosacro; teniendo en cuenta la unión del fémur con la cintura (el acetábulo) se pueden diferenciar dos grandes regiones nerviosas: pre axial y pos axial. Los principales nervios que inervan la región pre axial son: el *nervio obturador* y el *nervio femoral*, y los que inervan la región pos axial son el *nervio ciático* y sus ramificaciones, *n. tibialis*, *n. interóseo*, *n. peroneus*, y *n. pudendo*. Las raíces nerviosas más craneales del plexo lumbosacro dan lugar a los *n. obturador* y *n. femoral* o *crural* que inervan los músculos pélvicos ventrales y pre axiales, y las raíces nerviosas más caudales dan lugar a los *n. ciático* o *isquiático*, *puboisquitibial* y *pudendo* que inervan los músculos de la región postaxial del estilopodio y músculos relacionados con abertura y cierre cloacal y eversión de los hemipenes. El *n. ciático* corre hacia los

músculos del ilion y luego se divide para formar los *n. tibial*, *n. interóseo* y *n. fibular* que inervan la región ventral y dorsal del zeugo y autopodio.

A continuación, se describe en detalle el plexo nervioso de las especies estudiadas.

### DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO DE *Liolaemus multicolor*

El plexo lumbosacro de *Liolaemus multicolor* se encuentra formado por 5 pares de nervios espinales, en dos de los tres ejemplares analizados está formado a partir de los nervios espinales provenientes de las vértebras: PS22, PS23, S1, S2 y C1 y en un caso por las ramas de los nervios espinales: PS21, PS22, PS23, S1 y S2 (Figura 35). Esta variación no provoca cambios en la topología nerviosa general de esta especie en cuanto a sus ramificaciones ulteriores y la inervación de los distintos músculos.

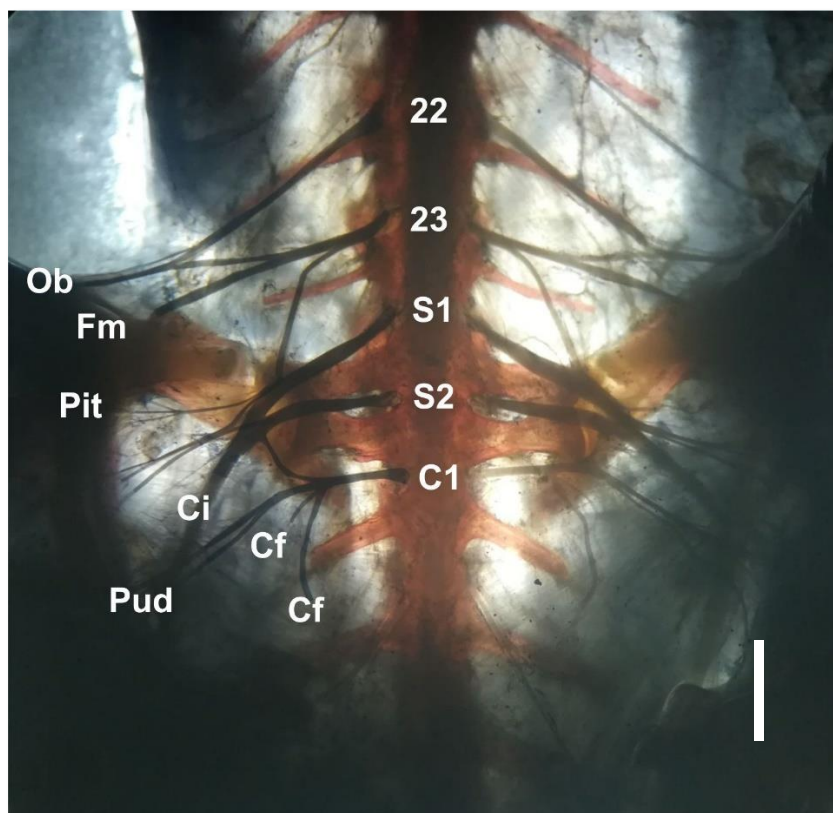


**Figura 35.** Esquema del plexo lumbosacro perteneciente a *Liolaemus multicolor*. A. *L. multicolor* macho MCN 1467 B. *L. multicolor* hembra MCN 1658. No se observa dimorfismo sexual. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. 22 y 23 vértebras presacras número 22 y 23 contadas a partir del atlas. S1 vértebra sacra 1. S2 vértebra sacra 2. C1: vértebra caudal 1.

Las ramas de los nervios espinales PS22 y PS23 constituyen el origen de los *n. femoral* y *obturatorio* (Figura 35). Una rama craneal del nervio espinal PS22 envía una ramificación para la musculatura de la pared abdominal a través del *n. iliohipogástrico*. El *n. femoral* corre por los músculos puboisquiofemoralis interno y externo hasta ramificarse en las caras craneomedial y lateromedial del muslo (región preaxial), por medio de los *n. cutáneo femoral craneal*, *cutáneo femoral medial* y *cutáneo femoral lateral*. En su recorrido el *n. obturatorio* corre por los músculos puboisquifemorales interno y externo, orificio obturador del pubis, hasta la altura del ligamento puboisquial, innervando la cara caudomedial del muslo y músculos de la cintura.

De la unión entre la rama posterior de la vértebra presacra1 (presacra 23) y sacra 1 salen tres ramas: una inerva el músculo anterior de la cloaca. Otra se une junto con una rama proveniente de la sacra 2 para formar el *n. puboisquiotibialis*, este nervio en su recorrido se divide en tres ramas: una inerva en su parte interior y cercana a la cintura al puboisquiotibialis, aductor, pubotibialis, la segunda rama al caudofemoral y la tercera al flexor tibialis internus medialis y el flexor tibialis interno posterior. Y la tercera rama se une con S2 para formar el *n. ciático*.

Las ramas provenientes de los nervios espinales PS23, S1, S2 y C1 forman el *n. ciático* o *isquiático*. Después de la articulación sacro-iliaca, aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur, se divide en dos ramas: *tibial* y *fibular*, que inervan las regiones de la pierna, tarsos, metatarsos y falanges. El tibial es reemplazado rápidamente por el nervio interóseo.



**Figura 36.** Ejemplar diafanizado de *Liolaemus multicolor* MCN 2800 teñido con sudan back B y alizarina. A la izquierda para una mejor visualización los nervios fueron remarcados, a la derecha nervios sin remarcar. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. C1, vertebra caudal 1. S1, vertebra sacra 1. S2, vertebra caudal 2. 22 y 23 vertebra presacras. Escala 2 cm.

#### PRINCIPALES NERVIOS EN *Liolaemus multicolor*

*N. caudofemoral* (Cf). Varias ramas independientes inervan en distintas partes al m. caudofemoral. Ramas provenientes de la vértebra presacral1, sacra 1, sacra 2, caudal 1, y caudal 2 (Fig. 35 y 36, tabla 1).



*N. ciático* (Ci). Se forma a partir fibras nerviosas provenientes de las vértebras presacra 23, sacra 1, sacra 2 y caudal 1. Poco antes de formar el *n. ciático*, las fibras nerviosas provenientes de las vértebras PS23 y S1 se dividen en dos ramas: la más craneal se bifurca innervando el músculo anterior de la cloaca por medio del *n. oblicuo cloacal*, la otra rama forma el *n. puboisquiotibialis* y *caudofemoral*. La segunda rama se une a una rama de la vértebra S2 y caudal 1 para formar el *n. ciático*, que pasa por la región postaxial (posterior) de la pierna, aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *n. tibial* y *n. fibular o peroneus*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis (Fig. 37; tabla 1).

*N. femoral o crural* (Fm). Se forma a partir de una rama proveniente de la vértebra presacra 23 (Fig. 35 y 36). Se origina poco antes del *n. obturador* y se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta tres ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, femorotibialis, y iliofemoral. La segunda en dirección a los ambiens. La tercera inerva al femorotibialis y el iliofemoral (tabla 1).

*N. fibular o peroneus* (Per). Se origina a la aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis (Fig. 37, tabla 1).

*N. iliohipogástrico* (Il). Se origina a partir nervios provenientes de las vértebras PS21. Es la rama anterior a las que forman plexo lumbosacro. Inerva los músculos de la pared abdominal (tabla 1)

*N. oblicuos cloacae* (Oc). Inerva el m. anterior cloacal retractor que está relacionado a la apertura y cierre cloacal. Se origina de una rama proveniente de la unión de la PS23 y la S1 (tabla 1).

*N. obturator* (Ob). Este nervio, se forma a partir de la unión entre el nervio espinal perteneciente a la vértebra presacra 22 y la rama craneal perteneciente al nervio espinal presacra 23 (Fig. 35 y 36, tabla 1). Presenta dos ramas: Una se dirige en dirección ventral atravesando el músculo puboisquiofemoralis, luego pasa por el orificio obturador del pubis, hacia la región del ligamiento puboisquial. Inervando las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el vértice de la cintura hacia el vértice del ligamento puboisquial. La segunda rama corta que inerva el puboisquiofemoralis a la altura del acetábulo (tabla 1).

*N. protractor penis* (Pp). El principal musculo involucrado en la eversión del hemipene es el pene transverso el cual al contraerse provoca su eversión. llega hasta aproximadamente la sexta vertebra caudal. Se observó que nervios independientes de la vértebra C1, C2 y C3 inervan en distintas regiones al m. pene transverso (tabla 1).

*N. puboischiotibialis* (Pit). Se origina a partir ramas provenientes de las vértebras PS23, S1 y S2. Mientras que el *n. ciático* se dirige hacia la región dorsal el *n. puboischiotibialis* se dirige hacia la región ventral de la pierna pasando sobre la superficie ventral del m. caudofemoral. Se divide en varias ramas que se dirigen hacia los músculos puboischiotibialis, aductor, pubotibialis, caudofemoral, y flexores tibialis (Fig. 35 y 36, tabla 1).

*N. pudendus* (Pud). Se asocia con el control de los órganos reproductores, y cloaca. Está compuesto por ramas independientes provenientes de las vértebras caudal 1 y caudal 2. Inerva el musculo perineal transverso, pene transverso, transversus glandulae. Otra rama proveniente de vertebra caudal 2 y caudal 3, inervan el anterior y posterior cloacal retractor (Tabla 1)

*N. retractor penis* (Rp). A partir de la vértebra C3 hasta la C6 se observa ramas que inervan el retractor penis magnus (tabla 1).

*N. interóseo* (Int). Se origina a la aproximadamente a 2/3 la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la

articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fíbula, músculos tibialis anterior, extensor digitum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronador profundo (Fig. 37, tabla 1).



**Figura 37.** Vista dorsal de la pierna de *Liolaemus multicolor* MCN 2800, en donde se puede observar la continuación del nervio ciático ( que se origina 23, S1, S2 y C1) y sus derivados. Ci, nervio ciático. Per, nervio peroneo. Tib, nervio tibialis. Escala 2 mm.

origen	Ramas							Inerva	Nervio		
PS3 or PS21								Musculos de la pared abdominal	Iliohipogastrico		
PS2 or PS22			PS2-PS111	(PS2-PS111)1				puboisquiofemoralis interno y externo	Obturador		
PS1 or PS23	PS11	PS111		(PS2-PS111)2				Puboisquiofemoralis interno y externo en diferentes partes	Obturador		
			PS1121				ilio tibialis el femorotibialis y el iliofemoral	Cutaneo femoral craneal			
		PS112	PS1122	PS11221				ambiens	Cutaneo femoral medial		
				PS11222				femorotibialis	Cutaneo femoral lateral		
		PS12	PS12-S1	(PS12-S1)1	(PS12-S1)11				Anterior cloacal retractor	Oblicuos cloacal	
					(PS12-S1)12	(PS12-S1)12-(PS12-S1)211-(S2-C1111)1	1	puboisquiotibialis, el adductor y el pubotibialis	Puboisquiotibialis		
	2						Caudofemoralis	Caudofemoralis			
	(PS12-S1)2			(PS12-S1)211	(PS12-S1)212-(PS12-S1)22-(S2-C1111)2 or C1atico	2 se ramifica a 2/3 de la long del femur	3	Flexor tibialis internus medialis y posterior	Puboisquiotibialis		
							(PS12-S1)21	(PS12-S1)212	1	iliofibularis, iliofemoralis y iliotibialis	Peroneus
								(PS12-S1)22		(PS12-S1)212	
			tibialis anterioris								
	S1	Continua						peroneus brevis			
S2				S2-C1111	(S2-C1111)1	2 se ramifica a 2/3 de la long del femur	2	inerva el gastroneimius dorsal	Interoseo		
					(S2-C1111)2			peroneus longus, peroneus brevis, el extensor digitum longus, y el tibialis anterioris			
C1	C11	C111	C1111					Caudofemoralis a la altura S2	Caudofemoralis		
			C1112					Transversus perinei	Pudendo		
		C112	C1121					Transversus glandulae y T. penis	Protractor penis		
			C1122					Caudofemoralis a la altura C1	Caudofemoralis		
	C12							Caudofemoralis C1-C3			
	C13										
C2	C21							techo de la cloaca entre el Anterior cloacal retractor y posterior	Cloacal Profundus		
	C22	C22-C3					Isquion Caudalis	Caudoischiadicus			
C3					Posterior cloacal retractor	Pudendo					
					T. penis.	Protractor penis					
					Retractor penis magnus	Retractor penis					

**Tabla 1.** Resumen de los nervios del plexo lumbosacro de *Liolaemus multicolor*, con sus

ramificaciones y uniones. La terminología es modificada de Akita (1992). En cada nueva ramificación se

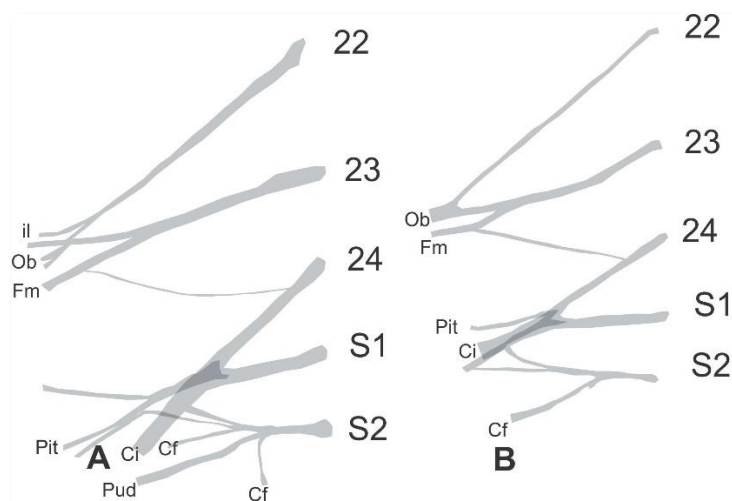
agrega un número nuevo a la derecha, según la posición en la que se ubica. Y cada unión se simboliza

con un guion (-). Origen hace referencia a la vértebra en la que se origina el nervio espinal. Músculos que

inerva.

DESCRIPCION DEL PLEXO NERVIOSO EN *Liolaemus albiceps*

Como ya se mencionó anteriormente el plexo lumbosacro de *Liolaemus albiceps* se encuentra formado por 5 pares de nervios. En ambos ejemplares analizados se encuentra formado por las ramas ventrales de los nervios espinales: PS22, PS23, PS24, S1, S2 (Figura 38).

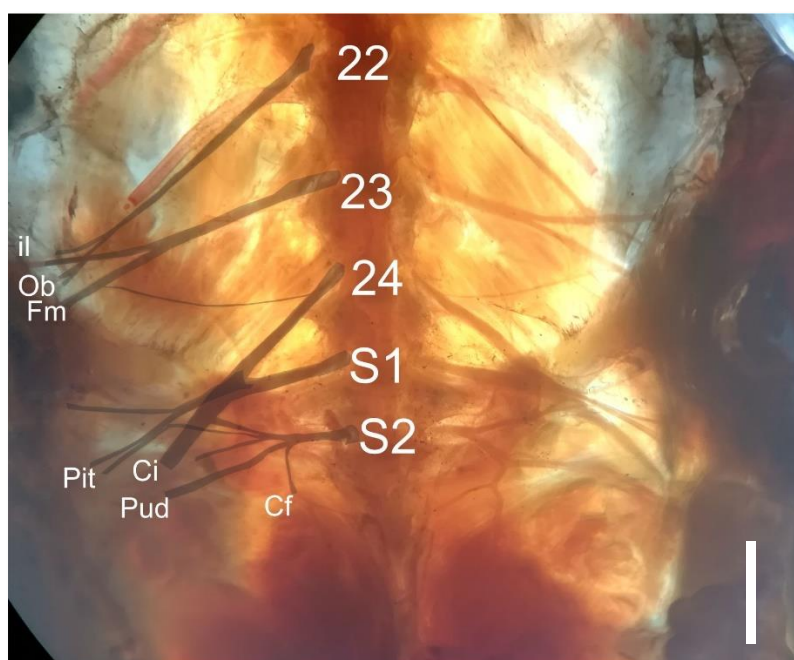


**Figura 38.** Esquema del plexo lumbosacro perteneciente a *Liolaemus albiceps*. A. *L. albiceps* macho MCN 1862 B. *L. albiceps* 1187 hembra. No se observó diferencias sexuales. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

Las ramas de los nervios espinales PS22, PS23 y PS24 constituyen el origen de los *n. femoral* y *n. obturatorio* (Figura 38 y 39). La rama craneal del nervio espinal PS22 envía una ramificación para la musculatura de la pared abdominal a través del nervio *iliohipogástrico*.

Las ramas provenientes de los nervios espinales PS24, S1 y S2 forman el *n. ciático* o *isquiático*.

De la rama caudal de la vértebra presacra1 salen tres ramas: la más craneal inerva el músculo anterior de la cloaca. La medial se une junto con una rama proveniente de la sacra 2 para formar el *n. puboisquiotibialis*, este nervio en su recorrido se divide en tres ramas: una inerva en su parte interior y cercana a la cintura al puboisquiotibialis, aductor, pubotibialis, la segunda rama al caudofemoral y la tercera al flexor tibialis internus medialis y el flexor tibialis interno posterior. Y la última rama es la que al unirse con la sacra 2 forma el nervio ciático.



**Figura 40.** Ejemplar de *Liolaemus albiceps* MCN 1882 diafanizado teñido con sudan black B y alizarina. En negro se observan los nervios teñidos con sudan black B, y en rojo los huesos teñidos con alizarina, los nervios de la izquierda fueron remarcados digitalmente. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

Escala 2 cm.

PRINCIPALES NERVIOS EN *Liolaemus albiceps*

*N. obturador* (Ob). Se forma a partir de la unión entre la rama caudal perteneciente a la vértebra presacra 22 y la rama craneal de la presacra 2 (Fig 39 y 40).

*N. femoral o crural* (Fm). Se forma de la unión de la rama caudal de la presacra 23 y la rama craneal de la presacra 24. Se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta cuatro ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens. Otra inerva el puboisquiofemoralis y ambiens. La última inerva al femorotibialis y el iliofemoral (Fig. 39 y 40).

*N. ciático* (Ci). Este nervio recibe fibras nerviosas de los nervios espinales presacra 24, sacra 1, y sacra 2. Poco antes de formarse el nervio ciático, las fibras nerviosas provenientes de las vértebras PS24 y S1 se dividen en tres ramas la primera para formar el *n. puboisquiotibialis*, la segunda inerva el músculo anterior de la cloaca. Y la tercera se une a una rama de la vértebra S2 para formar el *n. ciático*, aproximadamente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *n. tibial* y *n. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis (Figura 39 y 41).

*N. fibular o peroneus* (Per). Se origina a la aproximadamente a  $\frac{2}{3}$  de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis (Fig. 41, tabla 1).

*N. interoseo* (Int). Se origina a la aproximadamente a  $\frac{2}{3}$  la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior

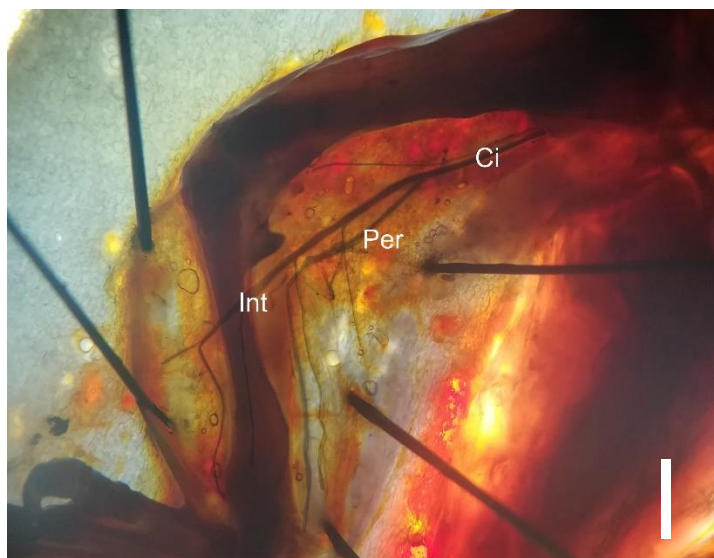


de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fíbula, músculos tibialis anterior, extensor digitum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronador profundo (Figura 41).

*N. puboischiotibialis* (Pit). Se origina de la rama caudal proveniente de la vértebra PS24. (Figura 39 y 40).

*N. pudendus* (Pud). Está compuesto de varias ramas: una rama proveniente la vértebra sacra 2 y caudal 1 inerva el musculo perineal transverso, pene transverso, transversus glandulae. Otra rama proveniente de vertebra sacra 1 y sacra 2, inerva el anterior y posterior cloacal retractor.

*N. caudofemoral* (Cf). Se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m. caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. a la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2.

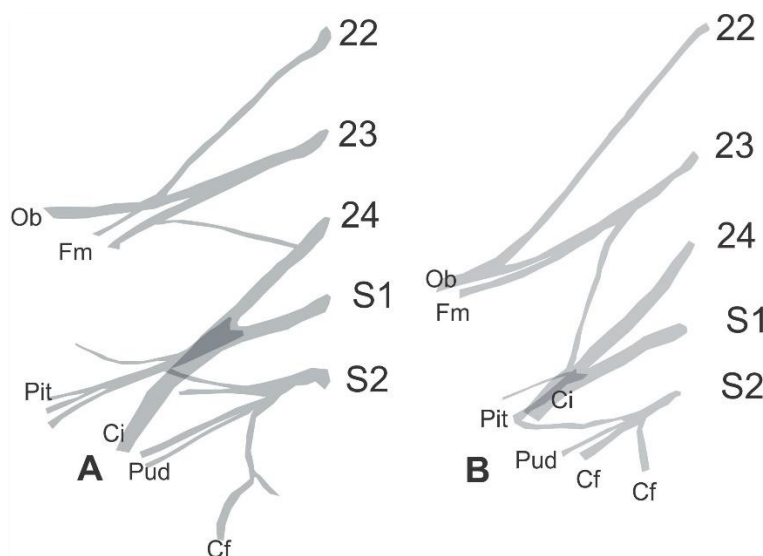


**Figura 41.** Ejemplar diafanizado de *Liolaemus albiceps* MCN 1882. Pierna Izquierda en vista dorsal, músculos separados para facilitar la observación de los nervios (gris oscuro). Ci, nervio ciático.

Tib, nervio tibial. Fem, nervio femoral. Escala 2 cm.

DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBO SACRO DE *Liolaemus yanalcu*

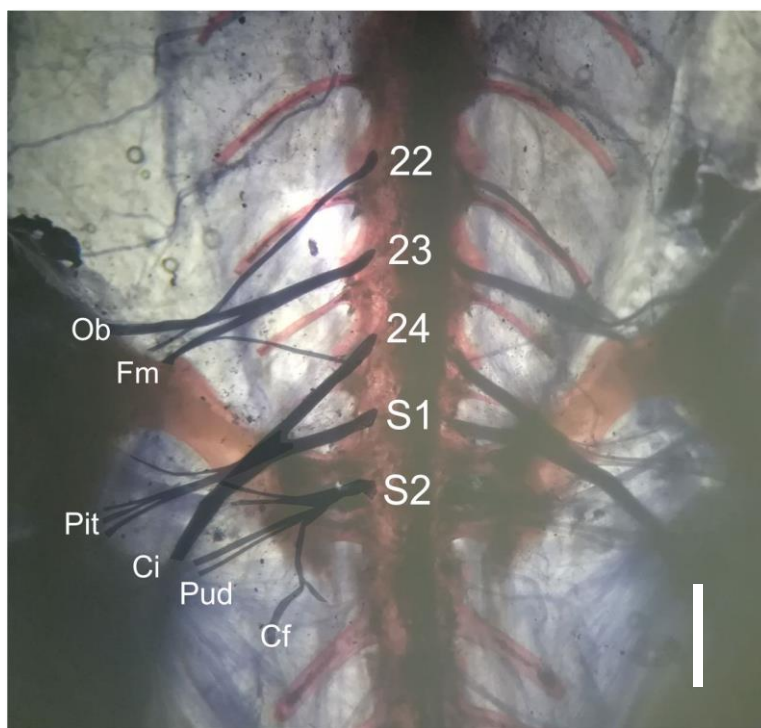
El plexo lumbosacro de *Liolaemus yanalcu* se encuentra formado por 5 pares de nervios. En los tres ejemplares analizados se encuentra formado por las ramas ventrales de los nervios espinales: PS22, PS23, PS24, S1, S2 (Figura 42 y 43). En ambos machos analizados existe una rama de PS24 que forma parte del *n. femoral*, mientras que en el ejemplar hembra analizado no está presente y existe una rama que va desde la PS23 hacia la formación del *n. ciático*.



**Figura 42.** Esquema del plexo lumbosacro perteneciente a *Liolaemus yanalcu*. A. *L. yanalcu* macho MCN 5506 B. *L. yanalcu* hembra MCN 2325. Se observó diferencias sexuales en la formación del nervio ciático. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

En los machos, las ramas ventrales de los nervios espinales PS22, PS23 y PS24 constituyen el origen de los nervios *femoral* y *obturatorio*. Mientras que en la hembra están formados por PS22 y PS23.

En los machos ramas provenientes de los nervios espinales PS24, S1 y S2 forman el *n. ciático* o *isquiático* mientras que en la hembra PS23, PS24, S1 y S2.



**Figura 43.** Ejemplar de *Liolaemus yanalcu* IBIGEO 5306 diafanizado teñido con sudan black B y alizarina. En negro se observan los nervios teñidos con sudan black B, y en rojo los huesos teñidos con alizarina, los nervios de la izquierda fueron remarcados. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 2 cm.

#### PRINCIPALES NERVIOS EN *Liolaemus yanalcu*

*N. obturador* (Ob). Se forma a partir de la unión entre el nervio espinal perteneciente a la vértebra presacra 22 y la rama craneal de la presacra 23. Presenta tres ramificaciones (igual que en *L. multicolor* (Figura 43 y 44).

*N. femoral o crural* (Fm). En los machos se forma de la unión de la rama caudal de la presacra 23 y la rama craneal de la presacra 24, y en la hembra de la rama craneal del nervio proveniente de la PS23. Se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta cuatro ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens. Y por último inerva el puboisquiofemoralis y ambiens. La última inerva al femorotibialis y el iliofemoral (Figura 42 y 43).

*N. ciático* (Ci). En los machos recibe fibras nerviosas de los nervios espinales PS24, sacra 1, y sacra 2. En la hembra se suman nervios de la PS23. Poco antes de formarse el *n. ciático*, las fibras nerviosas provenientes de las vértebras PS24 y S1 se dividen en tres ramas: la más craneal forma el *n. puboisquiotibialis*, la segunda inerva el músculo anterior de la cloaca, y la tercera se une a una rama de la vértebra S2 para formar el ciático. Este pasa por la región postaxial de la pierna, aproximadamente a 1/3 de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *n. interoseo* y *n. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis (Figura 42 y 44).

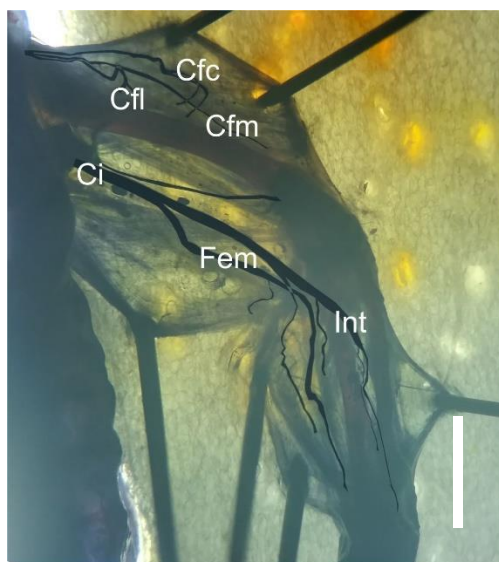
*N. fibular* o peroneus (Per). Se origina a la aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis (Figura 44).

*N. interoseo* (Int). Se origina a la aproximadamente a 2/3 la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fibula, músculos tibialis anterior, extensor digitum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronator profundus (Figura 44).

*N. puboischiotibialis* (Pit). Se origina a partir ramas provenientes de las vértebras PS24 (Figura 42 y 43).

*N. pudendus* (Pud). Está compuesto de varias ramas: una rama proveniente la vértebra sacra 2 y caudal 1 inervan el musculo perineal transverso, pene transverso, transversus glandulae. Otra rama proveniente de vertebra sacra 2 y caudal 1, inervan el retractor cloacal anterior y posterior (Tabla 2).

*Nervio caudofemoral* (Cf). Una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. A la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2 (Tabla 2).



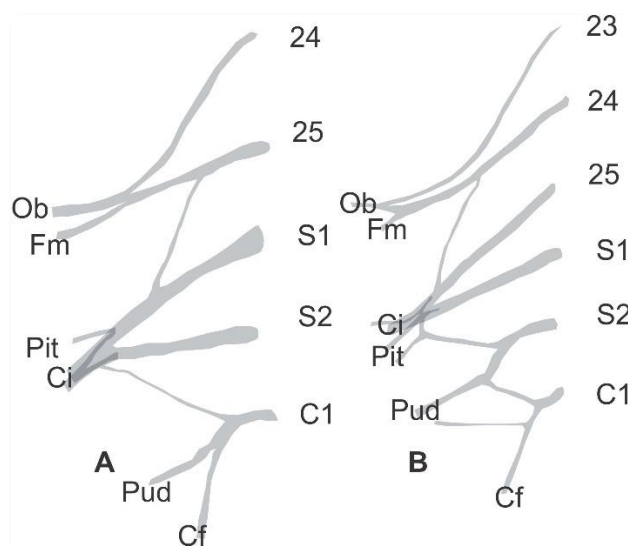
**Figura 44.** Ejemplar diafanizado de *Liolaemus yanalcu* IBIGEO 5306. Pierna derecha en vista dorsal. Nervios resaltados en gris oscuro. Ci, nervio ciático. Fem, nervio femoral. Tib, nervio tibial. Cfc, caudofemoral craneal. Cfm, caudofemoral medial. Cfl, caudofemoral lateral. Escala 2 cm.

origen	Ramas						Inerva	nervio		
PS3		PS3-PS21	(PS3-PS21)1				ligamento puboisquial, inerva el puboisquifemoralis interno, el puboisquitibialis en su region anterior y ambiens.	Obturador		
PS2	PS21		(PS3-PS21)2							
	PS22	PS22-PS11	(PS22-PS11)1				femorotibialis y el iliofemoral	Cutaneo femoral craneal		
PS1	PS11		(PS22-PS11)2				iliotibialis	cutaneo femoral medial		
			(PS22-PS11)3				femorotibialis	cutaneo femoral lateral		
			(PS22-PS11)4				ambiens y el puboisquifemoralis interno			
		PS12	(PS12-S1)1	(PS12-S1)11		Anterior cloacal retractor		Oblicuos cloacal		
(PS12-S1)12				Anterior cloacal retractor						
	(PS12-S1)13						iliofibularis, iliofemoralis y iliotibila	Puboisquotibialis		
S1	Continua	PS12-S1	(PS12-S1)2		2 se ramifica a 2/3 de la long del femur	1		peroneus longus, pronator profundus	Interoseo	
								tibialis anterioris, peroneus brevis		
						2			gastronemios,tibialis anterior y el pronator profundus	Peroneus
									peroneus longus, peroneus brevis, el extensor digitum longus, y el tibialis anterioris	
S2	S21	S211	S2111		(PS12-S1)13-S2111	((PS12-S1)13-S2111)1		puboisquotibialis en su parte interior y cercana al isquion el adductor y el pubotibialis	Puboisquotibialis	
						((PS12-S1)13-S2111)2		caudofemoralis	Caudofemoralis	
						((PS12-S1)13-S2111)3		flexor tibialis internus medialis flexor tibialis internos posterior	Puboisquotibialis	
		S212							caudofemoralis cerca del acetabulo	Caudofemoralis
	S22	S221						transversus perinei y transversu glandulae	Pudendo	
		S222						transversus glandulae y el T. penis		
		S23							caudofemoralis a la altura de la 1° vertebra caudal	Caudofemoralis
C1	C1-C2						techo de la cloaca entre anterior cloacal retractor y posterior cloacal retractor		Cloacal profundus	
C2										

**Tabla 2.** Resumen de los nervios del plexo lumbosacro de *Liolaemus yanalcu*, con sus ramificaciones y uniones. En cada nueva ramificación se agrega un numero nuevo a la derecha, según la posición en la que se ubica. Y cada unión se simboliza con un guion (-). Origen hace referencia a la vértebra en la que se origina el nervio espinal. Músculos que inerva.

### DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO DE *Phymaturus laurenti*

El plexo lumbosacro de *Phymaturus laurenti* se encuentra formado por entre 5 y 6 pares de nervios (Figura 45 y 46).



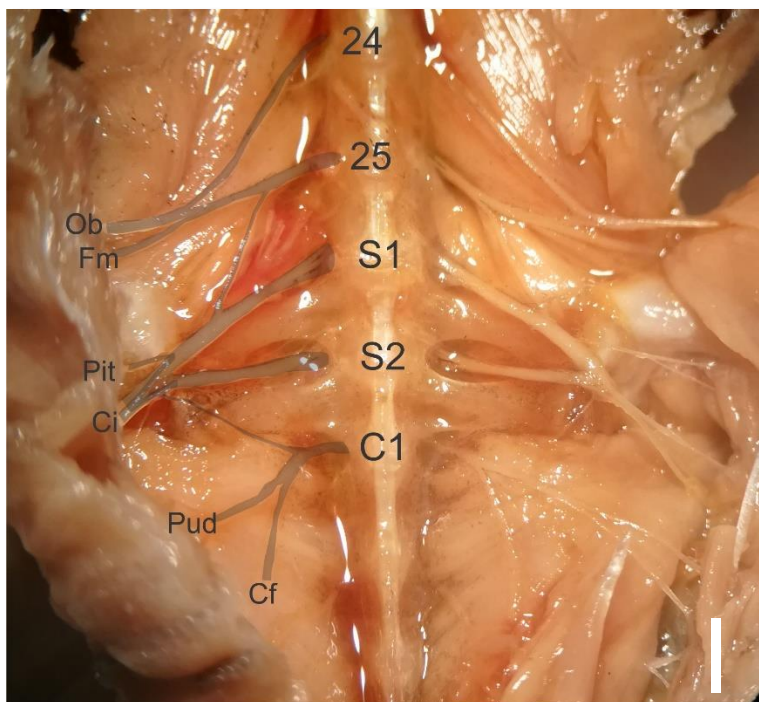
**Figura 45.** Esquema del plexo lumbosacro perteneciente a *Phymaturus laurenti*. A. macho IBIGEO 5182 B. hembra MCN 2853. Se encontró variación sexual en el número de ramas que componen el plexo. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

En el ejemplar macho el plexo está formado por 5 pares de nervios espinales, que surgen de las vértebras PS2, PS1, S1, S2 y C1. En el ejemplar hembra el plexo está formado por 6 pares de nervios espinales, que surgen de las vértebras PS3, PS2, PS1, S1, S2 y C1. En ambos ejemplares el origen de los nervios *femoral* y *obturatorio* está dado por dos pares de nervios espinales. El *n. femoral* se introduce entre los músculos puboisquiofemorales interno y externo e inerva las caras craneomedial y lateromedial del muslo (región preaxial), por medio de los nervios *cutáneo femoral craneal*, *cutáneo femoral medial* y *cutáneo femoral lateral*. En su recorrido el *n. obturatorio* pasa por los músculos puboisquifemorales interno y externo, orificio obturador del pubis, hasta la altura del ligamento puboisquial, inervando la cara caudomedial del muslo y músculos de la cintura.



Las ramas provenientes de los nervios espinales PS1, S1, S2 y C1 forman el *n. ciático* o *isquiático*.

De la unión entre la rama caudal de la vértebra presacral1 y sacra 1 salen tres ramas: una inerva el músculo anterior de la cloaca. Otra se une junto con una rama proveniente de la sacra 2 para formar el *n. puboisquiotibialis*, y la última rama es la que forma el *n. ciático* (Figura 45 y 46).



**Figura 46.** Ejemplar de *Phymaturus laurenti* MCN 5182 diseccionado. A la izquierda se marcó digitalmente los nervios para una mejor observación a la derecha del ejemplar nervios sin tinción. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 3 cm.

#### PRINCIPALES NERVIOS EN *Phymaturus laurenti*

*N. obturador* (Ob). Se forma a partir de la unión entre el nervio espinal perteneciente a la vértebra presacra 2 y la rama craneal de la presacra 1 (Figura 45 y 46).

*N. femoral o crural* (Fm). En el ejemplar macho se forma de una rama caudal de la presacra 1. Se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta cuatro ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens. Y por último inerva el puboisquiofemoralis y ambiens. La última inerva al femorotibialis y el iliofemoral (Figura 45 y 46).

*N. ciático* (Ci). Este nervio recibe fibras nerviosas de los nervios espinales presacra 1, sacra 1, y sacra 2 y caudal 1. Poco antes de formarse el nervio ciático, las fibras nerviosas provenientes de las vértebras PS1 y S1 se dividen en tres ramas: la primera para formar el *n. puboisquiotibialis*, la segunda inerva el músculo anterior de la cloaca. Y la tercera se une a una rama de la vértebra S2 para formar el ciático, que pasa por la región postaxial de la pierna, aproximadamente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *N. tibial* y *N. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis (Figura 45 y 46).

*N. fibular o peroneus* (Per). Se origina a la aproximadamente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis

*N. interoseo* (Int). Se origina a la aproximadamente a  $\frac{1}{2}$  la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fíbula, músculos tibialis

anterior, extensor digitum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronator profundus.

*N. puboischiotibialis* (Pit). Se origina a partir de ramas provenientes de las vértebras PS1. Mientras que el *n. ciático* se dirige hacia la región dorsal el *n. puboischiotibialis* se dirige hacia la región postaxial ventral de la pierna sobre la superficie ventral del m. caudofemoral (Figura 45 y 46).

*N. pudendus* (Pud). Está compuesto de varias ramas: una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y caudal 1 inervan el músculo perineal transverso, pene transverso, transversus glandulae. Otra rama proveniente de vértebra sacra 2 y sacra 3, inervan el anterior y posterior cloacal retractor (Tabla 3).

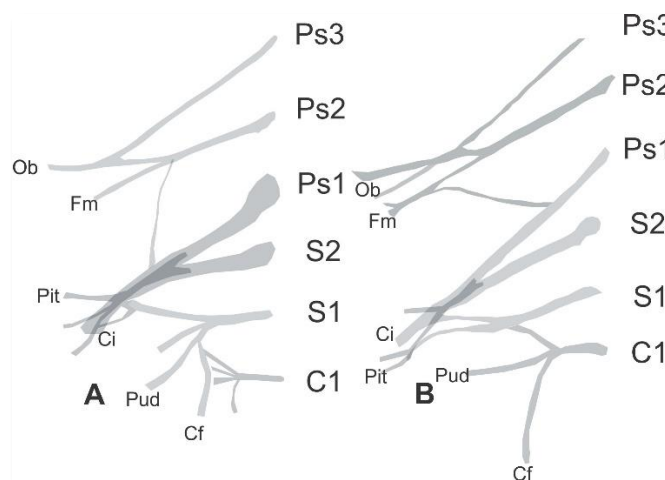
*Nervio caudofemoral* (Cf). No presenta un único origen, una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m. caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. A la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2.

origen	Ramas						Inerva		Nervio	
PS3									Iliohipogastrico	
PS2			PS2-PS111	pasa por un orificio del pubis			puboisquiofemoralis interno y externo, puboisquitibialis y ambiens.		Obturador	
PS1	PS11	PS111								
		PS112	PS1121			iliotibialis, femorotibialis y iliofemoral ambiens	Cutaneo femoral			
			PS1122			femorotibialis	Cutaneo femoral lateral			
	PS12		((PS12-S1)-S2)1	((PS12-S1)-S2)11		musculo anterior de la cloaca		Oblicuo cloacal		
				((PS12-S1)-S2)12		musculo anterior de la cloaca el isquion caudalis				
				((PS12-S1)-S2)13		borde ventral de la cloaca y el transversus glandulae				
	S1	PS12-S1	(PS12-S1)-S2	((PS12-S1)-S2) se ramifica aprox 1/2 del femur	((PS12-S1)-S2)21			una rama inerva el iliofibularis, el iliofemoralis y el ilio tibilais		Interoseo
							((PS12-S1)-S2)221	inerva el peroneus longus		
					((PS12-S1)-S2)22	((PS12-S1)-S2)221	((PS12-S1)-S2)2211		tibialis anterioris	Peroneus
((PS12-S1)-S2)2212										
((PS12-S1)-S2)222						((PS12-S1)-S2)2213		peroneus brevis		
					((PS12-S1)-S2)2221		inerva el gastronemius dorsal			
					((PS12-S1)-S2)2222		inerva el gastronemius ventral y el tibialis anterioris			
((PS12-S1)-S2)2223		va inervando peroneus longus, peroneus brevis, el extensor digitum longus, y el tibialis anterioris								
S2	continua			((PS12-S1)-S2)3	((PS12-S1)-S2)31		inerva el puboisquotibialis por su parte interior y cercana al isquion tambien		Puboisquotibialis	
					((PS12-S1)-S2)32		inerva el CF longus		Caudofemoralis	
					((PS12-S1)-S2)33		inerva el flexor tibialis internus medialis inerva el flexor tibilialis internos posterior		Puboisquotibialis	
C1	C11	C111						Inerva el vertice del T glandulae		pudendo
		C112						Inerva el Tpenis		
	C12							inerva el CF		caudofemoralis
	C13							inerva el CF		
C14							inerva el CF			
C2	C21							inerva el CF		
	C22	C211						inerva el CF		
		C212								
C3	C31		C311						Inerva el posterior cloacal retractor	Cloacal profundus
			C312							
	#¿NOMBRE?									

**Tabla 3.** Resumen de los nervios del plexo lumbosacro de *Phymaturus laurenti*, con sus ramificaciones y uniones. En cada nueva ramificación se agrega un numero nuevo a la derecha, según la posición en la que se ubica. Y cada unión se simboliza con un guion (-). Origen hace referencia a la vértebra en la que se origina el nervio espinal. Músculos que inerva.

DESCRIPCION DEL PLEXO LUMBOSACRO DE *Phymaturus felixi*

El plexo lumbosacro de *Phymaturus felixi* se encuentra formado por 6 pares de nervios (Figura 47 y 48).

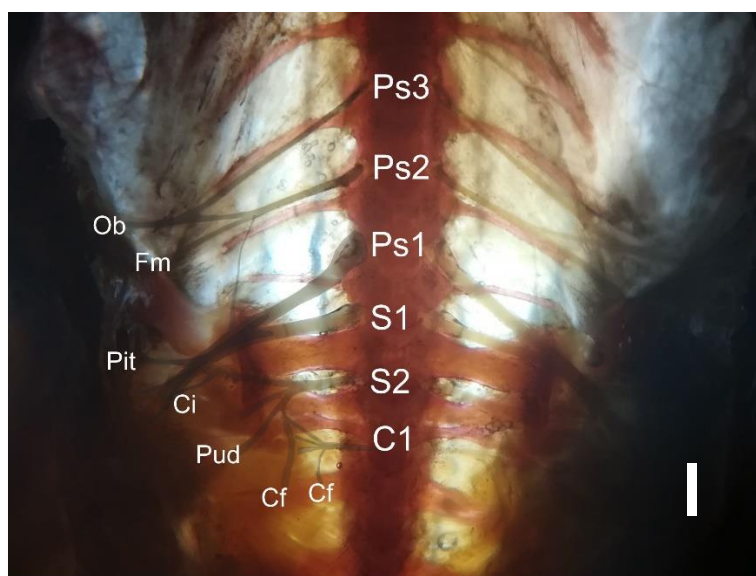


**Figura 47.** Esquema del plexo lumbosacro perteneciente a *Phymaturus felixi*. A. macho 3981 B. hembra 3985. Se observó diferencias sexuales en el número de ramas que forman el nervio femoral. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

En el ejemplar macho, el origen de los *n. femoral* y *obturatorio* está formado por: PS3 y PS2 mientras que en el ejemplar hembra: PS3, PS2 y PS1 (Figura 47 y 48). El *n. femoral* pasa por entre los músculos puboisquiofemoralis interno y externo hasta las caras craneomedial y lateromedial del muslo (región preaxial), por medio de los nervios *cutáneo femoral craneal*, *cutáneo femoral medial* y *cutáneo femoral lateral*. En su recorrido el *n. obturatorio* pasa por los músculos puboisquifemorales interno y externo, orificio obturador del pubis, hasta la altura del ligamento puboisquial, innervando la cara caudomedial del muslo y músculos de la cintura.

En machos el nervio *ciático* o *isquiático*, se forma PS2, PS1, S1, S2 y C1 mientras que en la hembra PS1, S1, S2 y C1. A la altura de la región media del fémur, se divide en dos ramas: *tibial* y *fibular*, que inervan la pierna, tarsos, metatarsos y falanges.

De la vértebra presacra 1 salen tres ramas: una inerva el músculo anterior de la cloaca. Otra se une junto con una rama proveniente de la sacra 2 para formar el nervio puboisquiotibialis, este nervio en su recorrido se divide en tres ramas: una inerva en su parte interior y cercana a la cintura al puboisquiotibialis, aductor, pubotibialis, la segunda rama al caudofemoral y la tercera al flexor tibialis internus medialis y el flexor tibialis interno posterior, y la última es la que forma el nervio ciático.



**Figura 48.** Ejemplar de *Phymaturus felixi* MCN 3981 diafanizado. A la izquierda se marcó a los nervios para una mejor observación a la derecha del ejemplar nervios sin tinción. En rojo los huesos teñidos con alizarina en gris oscuro los nervios teñidos con sudan black B. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 2 cm.

PRINCIPALES NERVIOS EN *Phymaturus felixi*

*N. obturador.* Se forma de la unión entre el nervio espinal perteneciente a la vértebra presacra 3 y la rama craneal perteneciente a la presacra 2. Presenta tres ramificaciones, una que atraviesa las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el orificio obturador del pubis, hacia la región del ligamiento puboisquial. Otra que corre por las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el vértice de la cintura hacia el vértice del ligamento puboisquial. Por último, una rama corta que inerva el puboisquiofemoralis a la altura del acetábulo (Figura 47 y 48).

*N. femoral o crural.* Se forma de la unión de la rama caudal de la presacra 3 y la rama craneal de la presacra 2 en la hembra, además de la rama craneal de la presacra 1. Se origina a la altura de las vértebras sacras poco antes del *n. obturador* y se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta cuatro ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens. Otra que inerva el puboisquiofemoralis y ambiens. La última inerva al femorotibialis y el iliofemoral. (Figura 47 y 48).

*N. ciático.* Recibe fibras nerviosas de los nervios espinales presacra 2, presacra 1, sacra 1, sacra 2 caudal 1. Poco antes de formarse el nervio ciático, las fibras nerviosas provenientes de las vértebras PS1 y S1 se dividen en dos ramas la primera para formar el nervio puboisquiotibialis, la segunda se une a una rama de la vértebra S2 para formar el ciático, que pasa por la región postaxial de la pierna, aproximadamente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *n. tibial* y *n. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis (Figura 47 y 48).

*N. fibular o peroneus.* Se origina a la aproximadamente a  $\frac{2}{3}$  de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis.



*N. interóseo*. Se origina a la aproximadamente a 2/3 la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fíbula, músculos tibialis anterior, extensor digitorum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronador profundo.

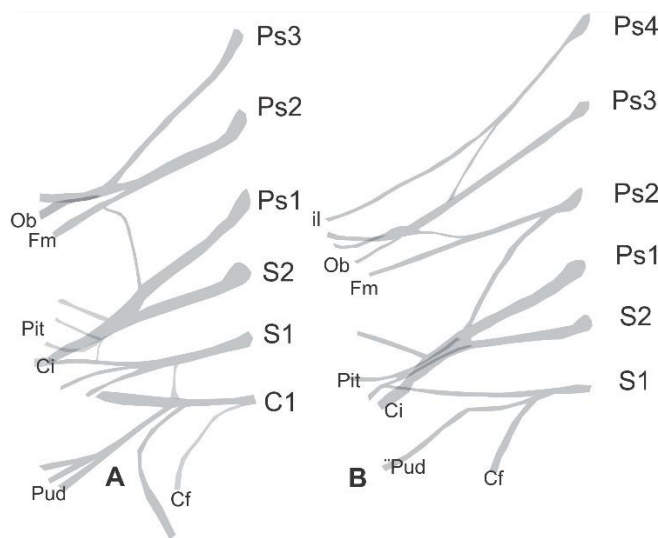
*N. puboischiotibialis* (Pit). Se origina a partir la rama caudal proveniente de la vértebra PS1. Mientras que el *n. ciático* se dirige hacia la región dorsal, el *n. puboischiotibialis* se dirige hacia la región postaxial ventral de la pierna sobre la superficie ventral del m. caudofemoral. Se divide en varias ramas que se dirigen hacia los músculos puboischiotibialis, aductor, pubotibialis, y caudofemoral (Figura 47 y 48).

*N. pudendus*. Está compuesto de varias ramas: una rama proveniente la vértebra sacra 2 y caudal 1 inervan el musculo perineal transverso, pene transverso, transversus glandulae; otra rama proveniente de vertebra sacra 2 y sacra 3, inervan el anterior y posterior cloacal retractor.

*Nervio caudofemoral*. No presenta un único origen. Una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. A la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2.

### DESCRIPCION DEL PLEXO LUMBOSACRO DE *Phymaturus sitesi*

El plexo lumbosacro de *Phymaturus sitesi* se encuentra formado por entre 6 pares de nervios (Figura 49 y 50).



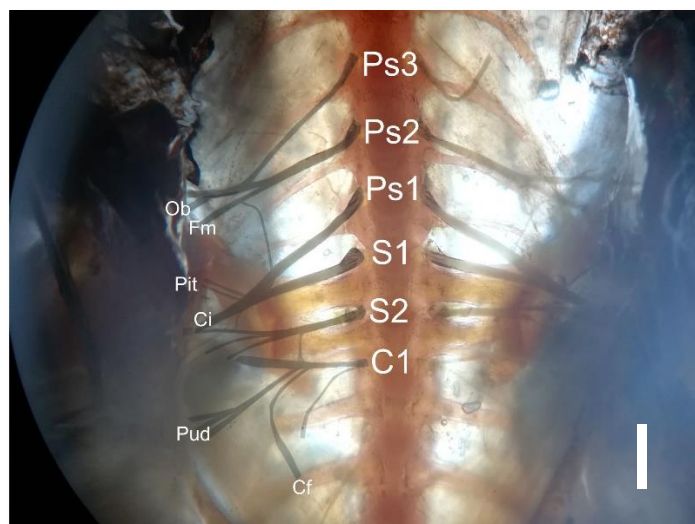
**Figura 49.** Esquema del plexo lumbosacro perteneciente a *Phymaturus sitesi*. A. Macho MCN 4764B. Hembra MCN 4796. Se observa variación sexual en cuando las ramas que componen el plexo, nervio obturador, nervio femoral, ciático y puboisquiocaudal. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral.

Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

Si bien en ambos ejemplares machos y hembras están formados por 6 pares de nervios espinales existen variaciones. En el ejemplar macho se agrega el nervio proveniente de la vértebra caudal 1 y en la hembra se agrega una vértebra presacra 4. En el macho, el origen de los nervios *femoral* y *obturatorio* está formado por PS3, PS2 y PS1, mientras que en la hembra está formado por PS4, PS3 y PS2.

En el macho ramas provenientes de los nervios espinales PS1, S1, S2 y C1 forman el *n. ciático* o *isquiático*. Luego se divide en dos ramas para formar el: *tibial* y *fibular*, que realizan el suministro nervioso hacia las regiones de la pierna, tarsos, metatarsos y falanges. En las hembra ramas provenientes de los nervios espinales PS2, PS1, S1 y S2 forman el *n. ciático* o *isquiático*.

En ambos ejemplares de la unión la vértebra presacra1 y sacra 1 salen tres ramas: una inerva el músculo anterior de la cloaca. Otra forma el *n. puboisquiotibialis*. Y la última rama es la que forma el *n. ciático*.



**Figura 50.** Ejemplar de *Phymaturus sitesi* MCN 4764 diafanizado. A la izquierda se marcó a los nervios para una mejor observación a la derecha del ejemplar nervios sin tinción. En rojo los huesos teñidos con alizarina en gris oscuro los nervios teñidos con sudan black B. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 2 cm.

#### PRINCIPALES NERVIOS EN *Phymaturus sitesi*

*N. obturador (Ob).* Este nervio, en el macho se forma a partir de la unión entre el nervio espinal proveniente de la vértebra presacra 3 y la rama craneal perteneciente a la presacra 2. En la hembra está formado por la rama caudal del PS4, PS3, y la rama craneal perteneciente a la PS2 (Figura 49 y 50). Presenta dos ramificaciones, una que atraviesa las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el orificio obturador del pubis, hacia la región del ligamiento puboisquial. Otra que corre por las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el vértice de la cintura hacia el vértice del ligamiento puboisquial.

*N. femoral o crural (Fem).* En macho se forma de la unión de la rama caudal de la presacra 2 y la rama craneal de la presacra 1, en la hembra solo está formado por la rama craneal del PS2. Se dirige hacia

la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta cuatro ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens. Y por último inerva el puboisquiofemoralis y ambiens. La ultima inerva al femorotibialis y el iliofemoral (Figura 49 y 50).

*N. ciático (Ci)*. En el macho recibe fibras nerviosas de los nervios espinales: PS1, S1, S2 y C1. Poco antes de formarse el nervio ciático, las fibras nerviosas provenientes de las vértebras PS1 y S1 se dividen en tres ramas: la primera para formar el *n. puboisquiotibialis*, la segunda inerva el músculo anterior de la cloaca, y la tercera se une a una rama de la vértebra S2 para formar el ciático (Figura 49 y 50).

*N. fibular o peroneus (Per)*. Se origina a la aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis. (Figura 51).

*N. interoseo (Int)*. Se origina a la aproximadamente a 2/3 la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fíbula, músculos tibialis anterior, extensor digitum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronator profundus (Figura 51).

*N. puboischiotibialis (Pit)*. Se forma en el macho después de la unión entre PS1 y S1, y en la hembra después de la unión entre la rama caudal de PS2, PS1, S1. Mientras que el *n. ciático* se dirige hacia la región dorsal el *n. puboisquiotibialis* se dirige hacia la región postaxial ventral de la pierna sobre

la superficie ventral del m. caudofemoral. Se divide en varias ramas que se dirigen hacia los músculos puboisquiotibialis, aductor, pubotibialis, y caudofemoral (Figura 49 y 50).

*N. pudendus (Pud)*. Está compuesto de varias ramas: una rama proveniente la vértebra sacra 2 y caudal 1 inervan el musculo perineal transverso, pene transverso, transversus glandulae. Otra rama proveniente de vertebra sacra 2 y sacra 3, inervan el anterior y posterior cloacal retractor.

*Nervio caudofemoral (Cf)*. No presenta un único origen, una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m. caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. A la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2.



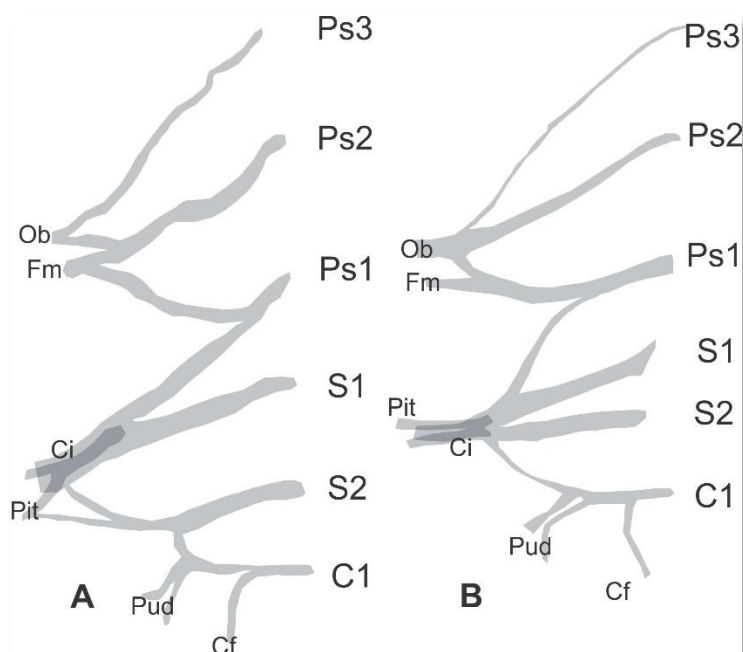
**Figura 51.** Ejemplar de *Phymaturus sitesi* MCN 4764 diafanizado macho en vista dorsal. Ci, nervio ciático. Fem, nervio femoral. Tib, nervio tibial. Escala 2 cm.

DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO DE *Diplolaemus leopardinus*

El plexo lumbosacro de *Diplolaemus leopardinus* se encuentra formado por las ramas ventrales de los nervios espinales: PS3, PS2, PS1, S1, S2, y C1.

Las ramas de los nervios espinales PS3, PS2 y PS1 constituyen el origen de los nervios femoral y obturatorio. Una rama del nervio espinal PS3 envía ramificaciones para la musculatura de la pared abdominal a través del *n. iliohipogástrico*. El *n. femoral* inerva las caras craneomedial y lateromedial del muslo (región preaxial), por medio de los nervios *cutáneo femoral craneal*, *cutáneo femoral medial* y *cutáneo femoral lateral*. El *obturatorio* inerva la cara caudomedial del muslo y músculos de la cintura.

Las ramas de los nervios espinales PS1, S1, S2, y C1 forman el nervio ciático o isquiático. Después de la articulación sacro ilíaca, emite los nervios iliotibial e ilifibular para la región caudolateral del muslo y al nivel de la articulación de la rodilla, divide en ramas *interoseo* y *fibular*, que realizan el suministro nervioso hacia las regiones de la pierna, tarsos, metatarsos y falanges.



**Figura 52.** Esquema del plexo nervioso lumbosacro de *Diplolaemus leopardinus* A. Macho MCN 4873 B. Hembra MCN 4875. No se observó variación sexual. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudiendo.

### PRINCIPALES NERVIOS EN *Diplolaemus leopardinus*

*N. obturador.* Se forma a partir de la unión entre el nervio espinal perteneciente a la vértebra presacra 3 y la rama craneal perteneciente al nervio espinal presacra 2. Presenta tres ramificaciones, una que atraviesa las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el orificio obturador del pubis, hacia la región del ligamiento puboisquial. Otra que corre por las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el vértice de la cintura hacia el vértice del ligamento puboisquial. Por último, una rama corta que inerva el puboisquiofemoralis a la altura del acetábulo (Figura 52 y 53).

*N. femoral o crural.* Se forma de la unión de la rama caudal del nervio presacro 2 y la rama craneal del nervio presacro 1. Se origina a la altura de las vértebras sacras poco antes del *n. obturador* y se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta tres ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis y ambiens. Por último, inerva el puboisquiofemoralis y ambiens (Figuras 52 y 53).

*N. ciático (Ci).* Recibe fibras nerviosas de los nervios espinales presacra 1, sacra 1, sacra 2 y C1. Se origina aproximadamente a 2/3 de la longitud del sacro. Poco antes de recibir fibras nerviosas de S2 y C1, se bifurca, una rama de esta división se va a unir con una rama proveniente de la unión S2 y C1 para formar el nervio puboisquiotibialis, y otra inerva el músculo anterior de la cloaca. El ciático se divide aproximadamente a 1/2 de la longitud del fémur para dar lugar al *n. tibial* y *n. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis. (Figura 52 53 y 54)



*N. fibular o peroneus (Per)*. Se origina a la aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Poco después de formarse, se bifurca. Una rama se dirige hacia el flexor tibial externo y flexor tibial interno posterior. Otra rama se dirige hacia la región plantar del pie pasando por debajo del tendón del iliofibularis, gastronemio dorsal, peroneus longus, y peroneus brevis (Figura 54).

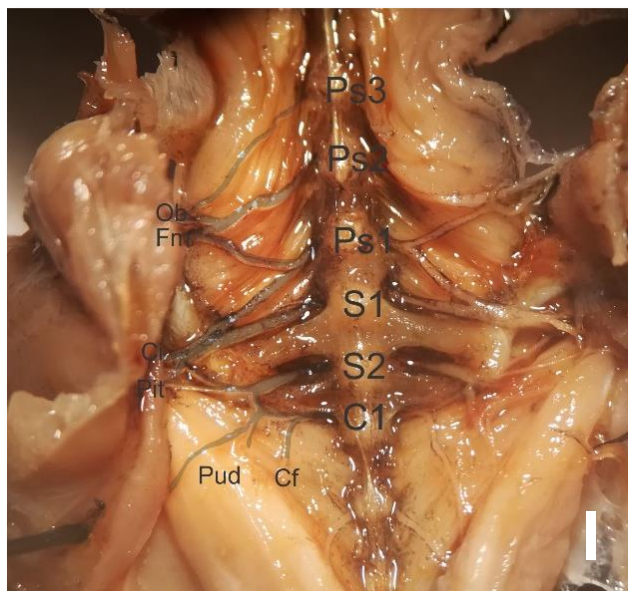
*N. interóseo (Int)*. Se origina a la aproximadamente a 2/3 la longitud del fémur partir de una rama del *n. ciático*. Pasa por entre los m. iliotibialis, flexor tibialis externo y femorotibialis, antes de la articulación de la rodilla en donde bifurca. Una rama (*interóseo*) se dirige desde región interna posterior de la rodilla hacia la región anterior, dirigiéndose entre los huesos tibia y fíbula, músculos tibialis anterior, extensor digitum longus, y el peroneus brevis hacia región dorsal del pie. La otra rama se bifurca nuevamente una de ellas se dirige a los gastronemios y la otra al pronator profundus (Figura 54).

*N. puboischiotibialis (Pit)*. Se origina a partir de una rama del *n. ciático* y ramas provenientes de las vértebras sacra 2 y caudal 1. A diferencia del *n. ciático* que se dirige hacia la región dorsal, el *n. puboischiotibialis* se dirige hacia la región postaxial ventral de la pierna sobre la superficie ventral del m. caudofemoral. Se divide en varias ramas que se dirigen hacia los músculos puboischiotibialis, aductor, pubotibialis, y caudofemoral (Figura 54 y 55).

*N. pudendus (Pud)*. Surge a partir de dos ramas provenientes de la vértebra caudal 1 que recorren el cf. pasan por debajo del tendón del isquioncaudalis hasta el transversus glandulae, y musculo perineal trasverso hasta el pene transverso. Otra proveniente de la unión de una rama de la vértebra caudal 1 y otra de la caudal 2 se dirige hacia el techo de la cloaca (Tabla 4).

*Nervio caudofemoral (Cf)*. No presenta un único origen. Una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m. caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. a la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2 inerva el m. cf. desde la altura de la

vértebra caudal 1 hasta vertebra caudal 3 en el techo de la cloaca (región donde se unen a través de una fascia los músculos anterior y posterior de la cloaca (Tabla 4).



**Figura 53.** Ejemplar macho de *Diplolaemus leopardinus*. MCN 4873. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 3 cm.

origen	Ramas							Inerva	Nervio		
PS3	PS21	PS3-PS21	(PS3-PS21)1					puboisquiofemoralis interno y externo hasta el ligamento puboisquial	Obturador		
			(PS3-PS21)2					puboisquifemoralis interno, region anterior del puboisquitibialis y ambiens			
PS2			(PS3-PS21)3					puboisquifemoralis internus a la altura del acetabulo			
	PS22	PS2-PS11		(PS2-PS11)1			iliotibialis en el interior de la pierna	Cutaneo femoral craneal			
PS11	(PS2-PS11)2			iliotibialis							
				femoro tibialis	Cutaneo femoral lateral						
				ambiens	Cutaneo femoral medial						
	(PS2-PS11)3			puboisquifemoralis internos, externo y ambiens	Puboisquotibialis						
PS1	PS12	PS12-S1	(PS12-S1)1	(PS12-S1)11			musculo anterior de la cloaca	Oblicuos cloacal			
				(PS12-S1)12			musculo anterior de la cloaca, isquioncaudalis.	Puboisquotibialis			
							borde ventral de la cloaca y el transversus glandulae	Oblicuos cloacal			
							puboisquotibialis por su region interna y cercana al isquion al adductor y el pubotibialis	Puboisquotibialis			
							caudofemoralis	Caudofemoralis			
	S1	S1	(PS12-S1)2	continua		ciatico	continua	continua	iliofibularis, iliofemoralis y el ilio tibilais	Interosseo	
inerva el flexor tibialis externo											
S2									continua		S2-C1111
	inerva el iliofibularis a la altura de la rodilla										
	gastronemios, peroneus brevis y preroneus longus										
S2	continua			S2-C1111	(S2-C1111)2		extensor digitum longus, tibialis anterioris y el peroneus brevis			Caudofemoralis	
			(S2-C1111)3								
			caudofemoralis, a la altura del borde de las vertebrae sacras								
C1	C11	C111	C1111	C11121			Transversus perinei y transversu glandulae	Pudendo			
			C1112				C11122				
		C112						caudofemoralis	Caudofemoralis		
								Techo de la cloaca union entre cloacal retractor y el posterior cloacal retractor	Cloacal profundus		
	C13						caudofemoralis	Caudofemoralis			

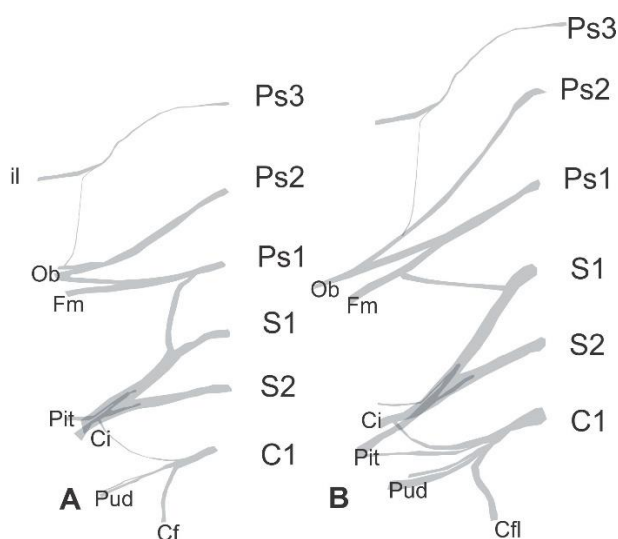
**Tabla 4.** Resumen de los nervios del plexo lumbosacro de *Diplolaemus leopardinus*, con sus ramificaciones y uniones. En cada nueva ramificación se agrega un numero nuevo a la derecha, según la posición en la que se ubica. Y cada unión se simboliza con un guion (-). Origen hace referencia a la vértebra en la que se origina el nervio espinal. Músculos que inerva.

DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO EN *Tropidurus melanopleurus*

El plexo lumbosacro de *Tropidurus melanopleurus* se encuentra formado por entre 6 ramas ventrales de los nervios espinales. En los machos los nervios involucrados provienen de: PS3, PS2, PS1, S1, S2, y C1 y en PS2, PS1, S1, S2, C1 y C2. En la hembra por: PS3, PS2, PS1, S1, S2 y C1.

En los machos las ramas de los nervios espinales PS3, PS2 y PS1 constituyen el origen de los *n. femoral* y *obturatorio*. Una rama del nervio espinal PS3 envía ramificaciones para la musculatura de la pared abdominal a través del *n. iliohipogástrico*. El *n. femoral* inerva las caras craneomedial y lateromedial del muslo (región preaxial), por medio de los nervios cutáneo femoral craneal, cutáneo femoral medial y cutáneo femoral lateral. El *n. obturatorio* inerva la cara caudomedial del muslo y músculos de la cintura.

Las ramas de los nervios espinales PS1, S1, S2, y C1 forman el *n. ciático* o *isquiático*. Después de la articulación sacro ilíaca, emite los nervios iliotibial e ilifibular para la región caudolateral del muslo y al nivel de la articulación de la rodilla, divide en ramas tibial y fibular, que realizan el suministro nervioso hacia las regiones de la pierna, tarsos, metatarsos y falanges.



**Figura 54.** Esquema del plexo nervioso lumbosacro de *Tropidurus melanopleurus* A. macho IBIGEO 5326 B. Hembra IBIGEO 5318. Se observa variación sexual en las ramas que forman los nervios ciático y femoral. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

### PRINCIPALES NERVIOS EN *Tropidurus melanopleurus*

*N. obturador.* Se forma a partir de la unión entre la rama caudal perteneciente a la vértebra PS 3, las ramas pertenecientes a la PS 2 y la rama craneal de la PS1. Presenta tres ramificaciones, una que atraviesa las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el orificio obturador del pubis, hacia la región del ligamiento puboisquial. Otra que se introduce por las fibras del músculo puboisquiofemoralis y pasa por el vértice de la cintura hacia el vértice del ligamento puboisquial. Por último, una rama corta que inerva el puboisquiofemoralis a la altura del acetábulo.

*N. femoral o crural.* Se forma de la rama media del nervio proveniente de la PS1. Se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta tres ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens. Por último, inerva el puboisquiofemoralis y ambiens.

*N. ciático.* Recibe fibras nerviosas de los nervios espinales PS1, S1, S2 y C1. El ciático pasa por la región postaxial de la pierna, aproximadamente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *n. tibial* y *n. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis.

*N. fibular o peroneus.* Se origina a partir del *n. ciático*, aproximadamente a  $\frac{1}{3}$  de la longitud del fémur. Antes de la articulación de la rodilla se bifurca. La primera rama se dirige a la región dorsal de la rodilla por arriba del tendón del iliofibularis y tendón del peroneus longus. Esta misma rama, pasa por la región anterior del peroné, por entre el peroneus brevis y extensor digitum longus, antes de llegar a la

región dorsal autopodio donde bifurca. La segunda rama pasa la articulación de la rodilla por debajo de tendón iliofibularis, en el estilopodio pasa por la región posterior del peroné y los gastronemios.

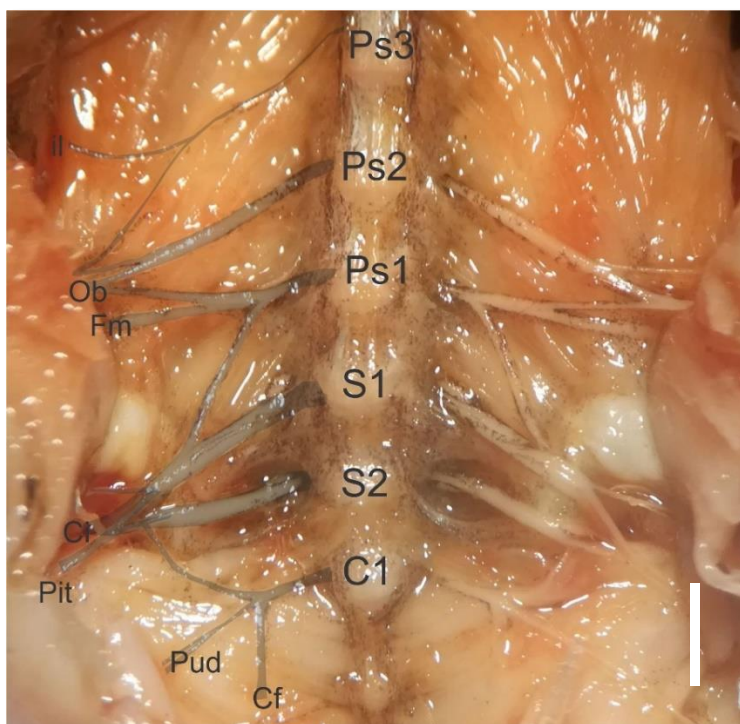
*N. tibial.* Se origina a partir del *n. ciático*, pasa por la región dorso lateral de la rodilla y baja por entre el gastronemio dorsal y el peroneus longus e inerva la región dorsal del pie, con otra rama que baja entre los gastronemio e inerva el gastronemio y el tibialis anterior. El nervio tibial se bifurca en antes de la articulación de la rodilla, una rama se dirige a la región dorsal y otra a la región ventral. La primera se bifurca nuevamente ambas se dirigen hacia la región dorsal entre la tibia, tibialis anterior y pronador profundo. La segunda se vuelve a bifurcar ambas ramas pasan por entre la tibia, los gastronemios y el pronador profundo hacia la región ventral del zeugopodio (Tabla 5).

*N. puboischiotibialis* (Pit). Se origina antes de la formación del *n. ciático*. Después de la unión entre la PS1 y la S1 se produce una bifurcación en la que la rama craneal forma el *puboischiotibialis*. A diferencia del *n. ciático*, que se dirige hacia la región dorsal, el *n. puboischiotibialis* se dirige hacia la región postaxial ventral de la pierna, sobre la superficie ventral del m. caudofemoral. Se divide en varias ramas que se dirigen hacia los músculos puboischiotibialis, aductor, pubotibialis, y caudofemoral (Figura 53 y 54).

*N. pudendus.* Surge a partir de dos ramas provenientes de la vértebra caudal 1 que recorren el cf., pasan por debajo del tendón del isquiocaudalis hasta el transversus glandulae, y músculo perineo transverso hasta el pene transverso. Otra proveniente de la unión de una rama de la vértebra caudal 1 y otra de la caudal 2 se dirigen hacia el techo de la cloaca (Tabla 5).

*Nervio caudofemoral.* No presenta un único origen, una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m. caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. cf. A la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2 inerva el m. cf. desde la altura de la

vértebra caudal 1 hasta vertebra caudal 3 en el techo de la cloaca (región donde se unen a través de una fascia los músculos anterior y posterior de la cloaca) (Tabla 5).



**Figura 55.** Ejemplar macho de *Tropidurus melanopleurus* MCN 5326. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 4 cm.



origen	Ramas							Inerva			Nervio		
PS4	PS41												
	PS42												
PS3	PS31	PS42-PS31	(PS42-PS31)1							puboisquifemoralis internus a la altura del acetabulo			
	PS32									pasa por un orificio del pubis hacia el pubuisquifemoralis externo fijandose a la altura del ligamento puboisquial		Obturador	
PS2	PS21	PS211	PS32-PS211										
			PS212	PS2121							Iliotibialis		Cutaneo femoral craneal
		PS2122							ambiens		Cutaneo femoral medial		
		PS2123							femorotibialis e iliofemoralis		Cutaneo femoral lateral		
	PS22	PS22-PS1	(PS22-PS1)1	1					anterior cloacal retractor		Oblicuos cloacal		
				2					puboisquiotibialis, adductor y el puboischiotibialis		Puboisquiotibialis		
PS1	continua		(PS22-PS1)2	ciatico					caudofemoralis		Caudofemoralis		
									flexor tibialis internus medialis		Puboisquiotibialis		
								flexor tibialis internus posterior					
S1	S11				se bifurca aproximadamente a 1/3 de la long del femur	a 1/2 de la longitud de la pierna	1 pasa por el lateral dorsal de la rodilla			peroneus longus	Tibialis		
										tibialis anterioris			
	S12			ciatico		2	1 entre los gastronemios			peroneus brevis		Peroneus	
										gastronemios, peroneus brevis y longus			
											1		inerva el tibialis anterior
S2	S21	S211				2	2	2	extensor digitum longus, tibialis anterioris y peroneus brevis		Caudofemoralis		
		S212	caudofemoralis										
	S22		S221							Transversus perinei y T. glandulae		Pudendo	
			S222							Transversus glandulae y T penis			
	S23									caudofemoralis a la altura de la S2		Caudofemoralis	
S24									caudofemoralis a la altura de la C1				
C1	C11							techo de la cloaca entre el anterior y posterior cloacal retractor			Cloacal profundus		
	C12							isquioncaudalis y posterior cloacal retractor					

**Tabla 5.** Resumen de los nervios del plexo lumbosacro de *Tropidurus melanopleurus*, con sus ramificaciones y uniones. En cada nueva ramificación se agrega un numero nuevo a la derecha, según la posición en la que se ubica. Y cada unión se simboliza con un guion (-). Origen hace referencia a la vértebra en la que se origina el nervio espinal. Músculos que inerva.

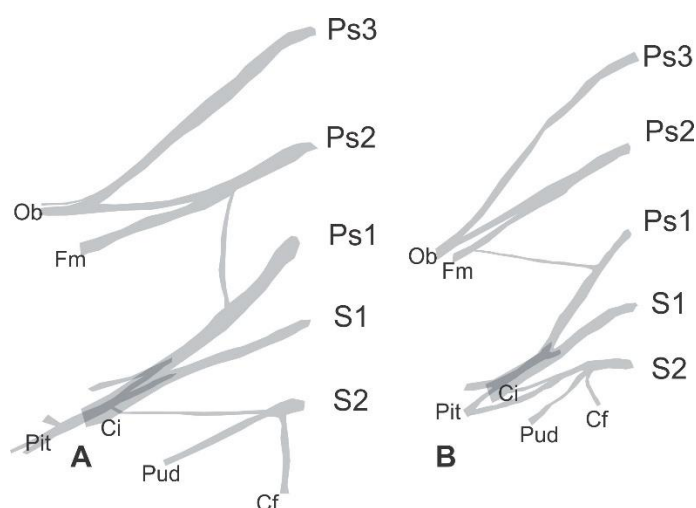
#### DESCRIPCIÓN DEL PLEXO LUMBOSACRO EN *Stenocercus doellojuradoi*

El plexo lumbosacro de *Stenocercus* se encuentra formado por entre 5 ramas de nervios espinales.

El origen de los nervios *femoral* y *obturatorio* se forma a partir de ramas provenientes de PS3 y PS2 y en la hembra además de PS1. Una rama del nervio espinal PS3 envía ramificaciones para la

musculatura de la pared abdominal a través del *n. iliohipogástrico*. El *n. femoral* inerva las caras craneomedial y lateromedial del muslo (región preaxial), por medio de los nervios *cutáneo femoral craneal*, *cutáneo femoral medial* y *cutáneo femoral lateral*. El *n. obturatorio* inerva la cara caudomedial del muslo y músculos de la cintura.

El *n. ciático* o *isquiático* en machos se forma a partir de: PS2, PS1, S1 y S2 y en hembra por PS1, S1, S2 y C1. Después se divide en dos ramas para formar el *tibial* y *fibular*, que inervan las regiones de la pierna, tarsos, metatarsos y falanges.



**Figura 56.** Esquema del plexo nervioso lumbosacro de *Stenocercus doellojuradoi*. A. Macho MCN 1153 B. Hembra MCN 1158. Se observa variación en el número de ramas que componen el plexo y ramas que forman el nervio ciático. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo.

#### PRINCIPALES NERVIOS EN *Stenocercus doellojuradoi*

*N. obturador* (Ob). Se forma a partir de la unión entre el nervio espinal perteneciente a la vértebra presacra 3 y la rama craneal perteneciente al nervio espinal presacra 2 (Figura 56 y 57). Presenta tres ramificaciones, una que atraviesa las fibras del músculo puboisquiofemoralis pasa por el orificio obturador del pubis, hacia la región del ligamiento puboisquial. Otra que se introduce por las fibras del

músculo puboisquiofemoralis, pasa por el vértice de la cintura hacia el vértice del ligamento puboisquial. Por último, una rama corta inerva el puboisquiofemoralis a la altura del acetábulo.

*N. femoral o crural* (Fem). En el ejemplar macho se forma de la rama media del PS2 mientras que en la hembra de la unión entre la rama caudal de la PS2 y la rama craneal de la PS1. Se dirige hacia la región preaxial del muslo pasando por el vértice de la cintura. Presenta tres ramificaciones, la primera en dirección dorsal hacia el músculo iliotibialis, la segunda va hacia el femorotibialis, y ambiens, y por último inerva el puboisquiofemoralis y ambiens. (Figura 56 y 57).

*N. ciático* (Ci). En el ejemplar macho recibe fibras nerviosas de los nervios espinales PS2, PS1, S1 y S2, mientras que en las hembras PS1, S1, S2 y C1. Pasa por la región postaxial de la pierna, aproximadamente a 1/2 de la longitud del fémur se divide para dar lugar al *n. tibial* y *n. fibular*. Inerva los músculos iliofemoral, iliotibialis, e iliofibularis (Figura 56 y 57 tabla 6).

*N. fibular o peroneus* (Per). Se origina a partir del *n. ciático*, aproximadamente a 1/2 de la longitud del fémur. Antes de la articulación de la rodilla se bifurca. La primera rama se dirige a la región dorsal de la rodilla por arriba del tendón del iliofibularis y tendón del peroneus longus. Esta misma rama, pasa por la región anterior del peroné, por entre el peroneus brevis y extensor digitorum longus, antes de llegar a la región dorsal autopodio donde bifurca. La segunda rama pasa la articulación de la rodilla por debajo de tendón iliofibularis, en el estilopodio pasa por la región posterior del peroné y los gastronemios (Tabla 6).

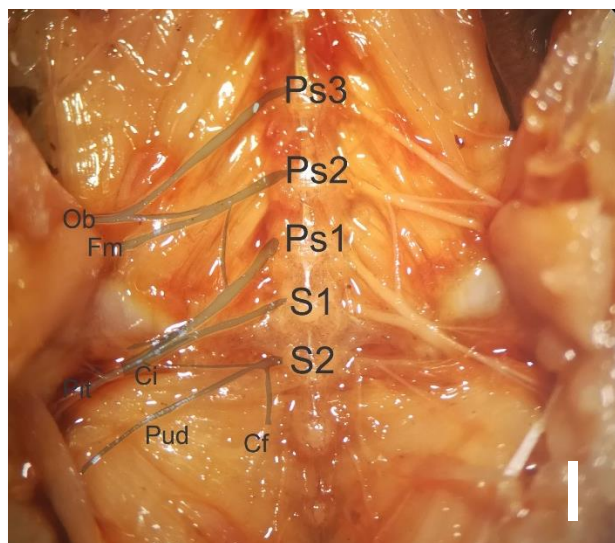
*N. tibial* (Tib). Se origina a partir del *n. ciático*, pasa por la región dorso lateral de la rodilla y baja por entre el gastronemio dorsal y el peroneus longus e inerva la región dorsal del pie, con otra rama que baja entre los gastronemio e inerva el gastronemio y el tibialis anterior. El nervio tibial se bifurca en antes de la articulación de la rodilla, una rama se dirige a la región dorsal y otra a la región ventral. La primera se bifurca nuevamente ambas se dirigen hacia la región dorsal entre la tibia, tibialis anterior y pronador

profundo. La segunda se vuelve a bifurcar ambas ramas pasan por entre la tibia, los gastronemios y el pronador profundo hacia la región ventral del zeugopodio (Tabla 6).

*N. puboischiotibialis* (Pit). En el macho se origina después de la unión entre la rama caudal del PS2 y PS1, mientras que en la hembra de la rama caudal del PS1. A diferencia del *n. ciático* que se dirige hacia la región dorsal, el *n. puboischiotibialis* se dirige hacia la región postaxial ventral de la pierna sobre la superficie ventral del m. caudofemoral. Se divide en varias ramas que se dirigen hacia los músculos puboischiotibialis, aductor, pubotibialis, y caudofemoral (Figura 56 y 57).

*N. pudendus* (Pud). Surge a partir de dos ramas, una de ellas proveniente de la vértebra caudal 1 que recorre el músculo caudofemoral pasando por debajo del tendón del isquioncaudalis hasta el transversus glandulae, y musculo perineal transverso hasta el pene transverso. Otra proveniente de la unión de una rama de la vértebra caudal 1 y otra de la caudal 2 se dirige hacia el techo de la cloaca (Tabla 6).

*N. caudofemoral* (Cf). No presenta un único origen, una rama se origina a partir de la unión de una rama proveniente de la vértebra sacra 2 y una rama proveniente de la caudal 1 que inerva el m. caudofemoral a la altura de la vértebra sacra 2. Otra rama proveniente exclusivamente de C1, inerva el m. caudofemoral. A la altura de la vértebra caudal 1, y otra a partir de C1 y C2 inerva el m. caudofemoral desde la altura de la vértebra caudal 1 hasta vertebra caudal 3 en el techo de la cloaca (región donde se unen a través de una fascia los músculos anterior y posterior de la cloaca) (Tabla 6).



**Figura 57.** Plexo lumbosacro *Stenocercus doellojuradoi* macho MCN 1153 diseccionado. A la izquierda marcado c negro a la derecha sin marcar. Ob, nervio obturador. Fm, nervio femoral. Pit, nervio puboisquiotibialis. Ci, nervio ciático. Cf, nervio caudofemoral. Pud, nervio pudendo. Escala 2 cm.

origen	Ramas							Inerva	Nervio	
PS3	contiuva		PS3-PS211	1				puboisquiofemoralis interno y externo a la ligamento puboisquial	Obturador	
				2				puboisquifemoralis interno, el puboisquitibialis en su region anterior y el ambiens a la altura del acetabulo	Cutaneo femoral craneal	
PS2	PS21	PS211	PS212	PS2121				Iliotibialis y el ambiens	Cutaneo femoral medial	
		PS2122				femorotibialis y el iliofemoral	Cutaneo femoral lateral			
	PS22	PS22-PS1	(PS22-PS1)-S1	1				iliofemoralis		
PS1	contiuva			2	1			musculo anterior de la cloaca, borde ventral de la cloaca y el transversus glandulae	Oblicuos cloacal	
					2	se bifurca a 2/3 de la longitud del femur	1 se bifurca aproximadamente a 1/2 de la longitud de la 2 baja por entre	1 pasa por el lateral dorsal de la rodilla 2 baja entre peroneus longus y	Tibialis anterioris	Tibialis
								peronerus longus y peroneus brevis		
								Extensor digitum longus		
								continua hacia la parte dorsal de la para	gastronemios	Peroneus
peroneus longus y brevis										
gastronemios y region ventral del pie										
gastronemios, peroneus brevis y longus										
S1	contiuva		3					puboisquiotibialis adductor y el puboischiotibialis	Puboisquiotibialis	
								caudofemoralis	Caudofemoralis	
S2	S21	S211	S2111	continua				flexor tibialis internus medialis	Puboisquiotibialis	
			S2112	continua				flexor tibialis internus posterior		
		S212	S2121					trasversus perinei y el transversus glandulae	Pudendo	
			S2122	S21221				Tranversus glandulae		
	S212221			esfinter cloacal						
	S212222			Transversus penis						
	S22	caudofemoralis							Caudofemoralis	
C1	C1-C2	(C1-C2)1						Anterior cloacal retractor	Cloacal profundus	
C2		(C1-C2)2	(C1-C2)21				posterior cloacal retractor			
	(C1-C2)22				isquioncaudalis					

En Liolaemidae el plexo nervioso lumbosacro se encuentra formado por 5 o 6 pares de nervios espinales. En todas las especies analizadas pertenecientes al género *Liolaemus* el plexo nervioso se encuentra formado por 5 ramas nerviosas, al igual que en *Stenocercus*. En las especies analizadas pertenecientes al género *Phymaturus*, el plexo se encuentra formado por 6 ramas nerviosas excepto *P. laurenti* (5-6). En *Tropidurus* y *Diplolaemus*, el plexo nervioso se encuentra formado por 6 ramas nerviosas (Tabla 7).

Se observó que algunas especies presentan dimorfismo sexual en cuanto a que vertebras forman el plexo y algunos de sus nervios principalmente. Los nervios anteriores (obturador, femoral, ciático, puboisquiotibialis) resultaron mas variables, mientras que los nervios más posteriores (pudendo y caudofemoralis) resultaron más conservados (Tabla 7). Además, se encontró variación en el número vertebras presacras por ejemplo *L. yanalcu* y *Phymaturus laurenti* presentan entre 23 y 24 vertebras presacras. *Liolaemus albiceps* presenta entre 23 y 24 vertebras presacras, *L. multicolor* entre 21 y 23, *L. yanalcu* 24 y 25 y *Phymaturus laurenti* 24 y 25 vertebras presacras. Esta última variación en la osteología podría estar relacionada con la variación en cuando a que nervios componen el plexo.

Se encontró dos grandes patrones de inervación del zeugopodio: un modelo que es compartido entre liolémidos y leisauridos y otro modelo observado en Tropiduridae (Figura 58 B). En el primer caso el nervio ciático se bifurca aproximadamente a 2/3 de la longitud del fémur. La primera rama “el Peroneus” se bifurca dando una rama que va por debajo del tendón del iliofibularis y pasando por arriba del tendón del gastronemio y va por entre el peroné, el gastronemio y pronador profundo. La segunda rama “el Tibialis” se bifurca antes de la articulación de la rodilla. La primera rama “n. medio” se bifurca nuevamente, ambas bajan por entre los gastronemios y el peroné. La segunda rama corre entre las fibras del pronador profundo que están entre la tibia y la fíbula desde la región posterior hacia la anterior. De allí el “n. interóseo” baja hacia el zeugopodio por entre tibia, fíbula, peroneus brevis, extensor digitorum



longus, y tibialis anterior. Se observa varias bifurcaciones que se dirigen hacia el peroneus brevis, extensor digitorum longus, y tibialis anterior (Figura 58 B).

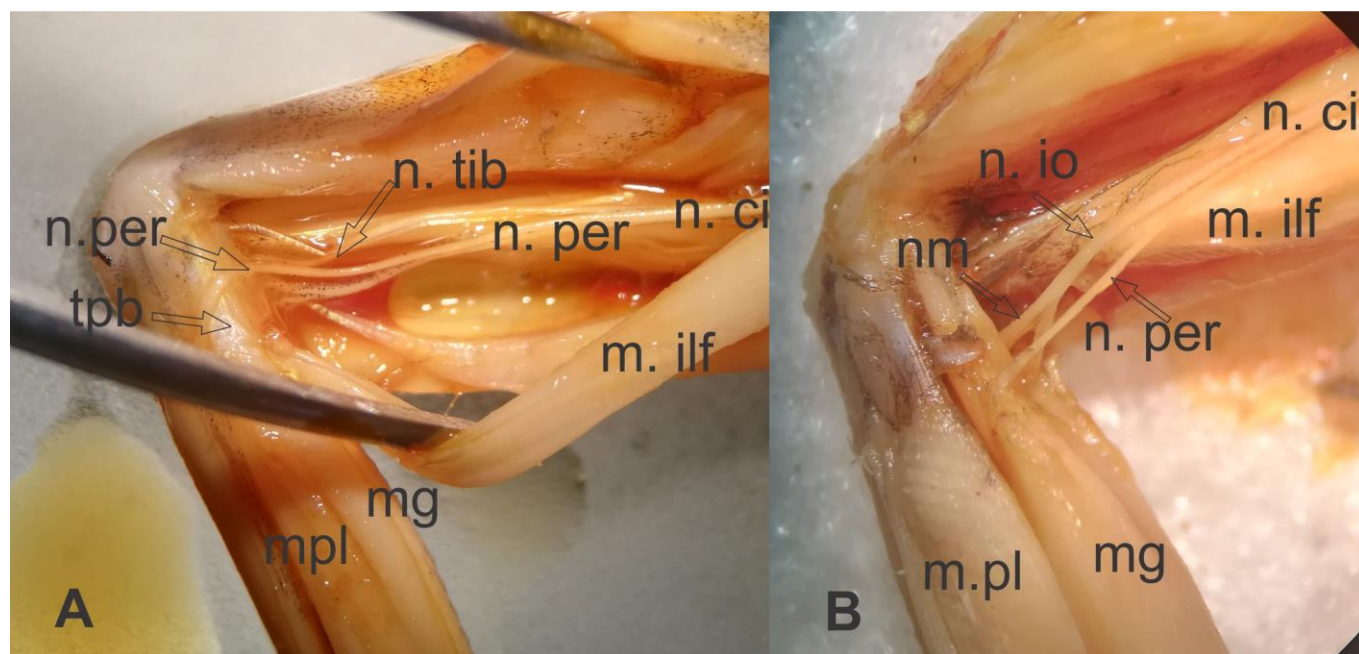


Figura 58. Región dorsal del miembro posterior mostrando los patrones de innervación del zeugopodio. A. patrón Tropiduridae. B. patrón liolémidos y leiosauridos. N.per: nervio peroneus; n.tib: nervio tibialis; n.ci: nervio ciático; n.m: nervio medio; n. io: nervio interóseo; mpl: músculo peroneus longus; mg: músculo gastronemio; m.ilf: músculo iliofibularis; tpb: tendón del peroneus longus. Observar como el nervio peroneus atraviesa la región dorsal de la pierna.

En el patrón Tropiduridae (*Tropidurus melanopleurus* y *Stenocercus doellojuradoi*) (Figura 58 A) la primera bifurcación del n. ciático es aproximadamente a 1/3 de la longitud del fémur. La rama ventral “el peroneus” se bifurca. Una rama pasa por la región dorsal de la rodilla por arriba del tendón del iliofibularis y tendón del peroneus longus. Esta misma rama, pasa por la región anterior del peroné, por entre el peroneus brevis y extensor digitorum longus, antes de llegar a la región dorsal zeugopodio donde bifurca. La segunda rama pasa la articulación de la rodilla por debajo de tendón iliofibularis, en el

estilopodio pasa por la región posterior del peroné y los gastronemios. La rama del “tibialis” se bifurca, una rama se dirige a la región dorsal y otra a la región ventral. La primera se bifurca nuevamente, ambas se dirigen hacia la región dorsal entre la tibia, tibialis anterior y pronator profundus. La segunda se vuelve a bifurcar ambas ramas pasan por entre la tibia, los gastronemios y el pronator profundus hacia la región ventral del zeugopodio (Figura 58 A).

Nervios / especies	Plexus formado por		N. obturador		N. femoral		N. ciático		N. puboisquiotibialis		N. pudendus		N. caudofemoralis	
	macho	hembra	macho	hembra	macho	hembra	macho	hembra	macho	hembra	macho	hembra	macho	hembra
<i>L. albiceps</i>	PS22, PS23, PS24, S1, S2		PS22, PS23		PS23, PS24		PS24, S1, S2		PS24		S2, C1, C2		S2, C1, C2	
<i>L. yanalcu</i>	PS22, PS23, PS24, S1, S2		PS22, PS23		PS23, PS24		PS24, S1, S2	PS23, PS24, S1, S2	PS24		S2, C1, C2, C3		S2, C1, C2	
<i>P. laurenti</i>	PS2, PS1, S1, S2, C1	PS3, PS2, PS1, S1, S2, C1	PS2, PS1		PS1		PS1, S1, S2, C1		PS1		S2, C1, C2, C3		S2, C1, C2	
<i>P. felixi</i>	PS3, PS2, PS1, S1, S2, C1		PS3, PS2		PS3, PS2	PS3, PS2, PS1	PS2, PS1, S1, S2, C1		PS1		S2, C1, C2, C3		S2, C1, C2	
<i>P. sitesi</i>	PS3, PS2, PS1, S1, S2, C1	PS4, PS3, PS2, PS1, S1, S2	PS3, PS2	PS4, PS3, PS2	PS2, PS1	PS2	PS1, S1, S2, C1	PS2, PS1, S1, S2	PS1, S1	PS2, PS1, S1	S2, C1, C2, C3		S2, C1, C2	
<i>D. leopardinus</i>	PS3, PS2, PS1, S1, S2, C1		PS3, PS2		PS2, PS1		PS1, S1, S2, C1		S2, C1		C1, C2		S2, C1, C2	
<i>T. melanopleurus</i>	PS3, PS2, PS1, S1, S2, C1 / PS2, PS1, S1, S2, C1, C2	PS2, PS1, S1, S2, C1	PS3, PS2, PS1		PS1	PS1, S1	PS1, S1, S2, C1	S1, S2, C1	PS1, S1		C1, C2		S2, C1, C2	
<i>S. doellojuradoi</i>	PS3, PS2, PS1, S1, S2	PS3, PS2, PS1, S1, S2, C1	PS3, PS2		PS2, PS1		PS2, PS1, S1, S2	PS1, S1, S2, C1	PS2, PS1	PS1	C1, C2		S2, C1, C2	

Tabla 7. Tabla comparativa de formación del plexo nervioso y sus principales nervios.

## DISCUSIÓN

En reptiles a pesar de la gran diversidad y variaciones morfológicas, existen muy pocos trabajos que estudiaron la anatomía de los plexos nerviosos (Renous Lecuru, 1972; Akita, 1992; Díaz, 1996; Jerez, 2007; Arantes, 2016).

Los materiales estudiados en esta tesis nos indican que la variación en Liolaemidae de nervios espinales que componen el plexo lumbar varía entre 5 y 6. Esto es congruente con la literatura donde se indican para los taxa con extremidades bien desarrolladas número similar de nervios, por lo que se puede resumir que para Squamata el número de nervios que componen el plexo lumbar varía de 0 a 6. Esta variación parece estar correlacionada con el desarrollo de las extremidades. Hasta el momento los taxa estudiados aquí y aquellos de la literatura sugieren esa relación. Por ende, se podría predecir que cuanto más reducidas sean las extremidades menor número de nervios forman el plexo lumbar. Así por ejemplo, en algunas serpientes que carecen de extremidades los plexos están ausentes (Goodrich, 1913; Martínez Pereira y Zancan, 2015), en otros como anfisbenas algunas serpientes (Boidae) y lagartos con reducción de extremidades, el plexo está limitado a unos pocos nervios espinales (por ejemplo *Mabuya* cuenta con 3, Jerez, 2007), mientras que en otros en donde las extremidades no presentan reducción el plexo está formado por entre 5 y 6 pares de nervios espinales (Goodrich, 1913; Goodrich, 1930; Renous Lecuru 1972; Akita, 1992; Martínez Pereira y Zancan, 2015). Este fenómeno debería ser mejor estudiado (en una muestra más amplia de taxones) ya que en muchos casos, sobre todo en los reptiles que carecen de extremidades, son solo comentarios restringidos a grupos aislados realizados por ciertos autores y no descripciones formales.

## Variación del plexo lumbosacro e implicancias evolutivas

Renous Lecuru (1972), destaca que la variación encontrada en la formación de los plexos nerviosos podría ser de mucha importancia para develar la historia evolutiva de los reptiles escamados. Efectivamente, Estes et al. (1988), Etheridge y de Queiroz (1988), Frost y Etheridge (1989) y recientemente Gauthier et al. (2012) utilizaron información de Renous Lecuru (1972) en forma de caracteres para sus estudios filogenéticos. El primer carácter de los utilizados por esos autores está asociado a las extremidades anteriores “variación en el origen y trayectoria del nervio ulnar” y el segundo asociado a las extremidades posteriores, en donde se menciona que en algunas especies el “nervio interóseo reemplaza al nervio peroneo en la inervación dorsal de la parte inferior de la pierna”. Al respecto Estes et al. (1988), mencionan que la inervación tipo “A” (inervación dorsal de la pierna por medio del *n. peroneo*) se considera plesiomórfica para los escamados porque ocurre en *Sphenodon*. Dentro de Squamata, esta condición plesiomórfica ocurre en gekkonidos, pygopodidos, xantusiidos, lacertidos, scincidos, xenosauridos, anguidos, *Lanthanotus* y *Varanus*, así como en algunos iguanidos y cordylidos. En los agámidos, chamaeleontidos, gymnophthalmidos, teiidos y *Heloderma*, sin embargo, la inervación de la parte dorsal de la pierna es por medio del nervio interóseo (Tipo “B”). Según Estes et al. (1988) la mayoría de las iguanidos (actualmente Pleurodonta según Frost et al. 2001) conteniendo oplurines, anolines, basiliscines, algunas sceloporines y tropidurines también muestran esta condición (Tipo B). La inervación tipo A (por medio del peroneus) resultaría una sinapomorfía de Acrodonta (Agamidae y Chamaeleonidae), con apariciones independientes en Corytophanidae, Crotaphytidae, Dactyloidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Liocephalidae, Leiosauridae, Liolaemidae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropiduridae). Esta condición derivada habría surgido también independientemente en *Heloderma* y Teiioidea. Todas las especies analizadas en este trabajo entran en la

categoría de “tropidurines” (familias Liolaemidae, Leiosauridae y Tropiduridae) de Frost y Etheridge (1989), en nuestras observaciones encontramos dentro de los “tropidurines” dos patrones nervios que inervan la región del zeugopodio, el primer patrón observado en los liolémidos y leiosauridos donde el interóseo reemplaza al nervio tibial. El otro patrón observado en las especies de Tropiduridae en las que presentan una inervación del zeugopodio por medio del tibialis y el peroneus.

Existe una contradicción entre lo observado por Etheridge y de Queiroz (1988), y lo indicado por Frost y Etheridge (1989). En el primer trabajo mencionan que las especies de Liolaemidae (mencionadas como *Liolaemus*, *Vilcunia*, *Ctenoblepharys*, *Phymaturus*) al igual que Leiosauridae presentan el nervio “interóseo” inervando la región dorsal de la pantorrilla (tipo A) esto concuerda con las hipótesis filogenéticas moleculares de Townsend et al. (2011), Pyron et al. (2013), Reeder et al. (2015) y Zeng y Wiens (2016) en las que se considera la familia Leiosauridae como hermana o muy cercana de Liolaemidae. Contrariamente a lo observado por Estes et al. (1988) y Etheridge y de Queiroz (1988), Frost y Etheridge (1989) mencionan para los “tropidurines” que el “grupo de *Liolaemus*” (conformado por *Liolaemus*, *Ctenoblepharys* y *Phymaturus*) presentan la condición “B” (*n. peroneo*) de inervación de los músculos, y los “tropidurines del norte” (conformado por *Leiocephalus*, *Stenocercus*, *Tropidurus*, *Uranoscodon*) que presentan la condición “A” (*n. interóseo*) de inervación de los músculos dorsales de la pierna. Recientemente, Gauthier et al. (2012), toma de Renous Lecuru (1972) el carácter referido a la inervación de los músculos de la pierna y sus estados. Sus resultados muestran que la inervación tipo “B” es decir la que presenta el interóseo inervando la región dorsal de la parte inferior de la pierna, se encuentra presente en: Acrodonta, *Polychrus marmoratus* + Corytophaninae, Leiosaurinae, Liolaeminae, Oplurinae, Teioidea y *Heloderma*. Para Liolaeminae, las especies estudiadas son *Phymaturus palluma* y *Liolaemus belli* y para Leiosaurinae *Leiosaurus*, *Pristidactylus torquatus*. Destacamos que existen problemas al reconocer los nervios descriptos por Renous ya que sus fotografías y/o esquemas no son

claros para los miembros posteriores, en sus esquemas de el interóseo reemplaza el peroneus y realiza un loop a la altura del autopodio. En nuestras observaciones tal como lo mencionan Frost y Etheridge (1989) diferenciamos dos patrones nerviosos para la inervación del zeugo y estilopodio de la extremidad posterior entre las especies estudiadas: Patrón observado en los liolaémidos y Leiosauridae y patrón observado en tropidurines. Nuestras observaciones son congruentes con las hipótesis de relaciones filogenéticas moleculares en donde los liolaémidos y leiosauridos están más cercanos filogenéticamente.

En este trabajo se considera más apropiado nombrar para los tropiduridos “peroneus” al nervio que inerva la región del zeugopodio y para los liolaémidos y leiosauridos llamar interóseo. Efectivamente el n. interóseo se considere en las especies de *Liolaemus*, *Phymaturus*, *Diplolaemus*, el nervio atraviesa la articulación de la rodilla y se dirige al zeugopodio entre la tibia y el peroné. Además, contrariamente a lo que describe Lecuru (1972) observamos que el nervio interóseo no reemplaza en su función al peroneo, pero si al tibialis, tal como lo mencionan Díaz (1996) en su tesis de grado. También existe una diferencia entre lo Renous Lecuru (1972), muestra como nervio interóseo ya que en su esquema el nervio interóseo realiza un “loop” que no es observado por nosotros ni en Díaz (1996). Dada la diversidad de reptiles, es posible que existan más diferencias en los patrones de inervación de la extremidad que las mencionadas por Lecuru (1972), en este sentido este trabajo resulta apenas una aproximación de la misma. Además, después de este estudio resultó que existen incongruencias o inconsistencias relacionadas con la nomenclatura de los nervios que hasta ahora no habían sido detectadas y podrían deberse a problemas de homologías. Es por ello que proponemos una nueva nomenclatura para solucionar parte de estos problemas.

### ***Nervio ciático***

Wyneken (2007) describe el plexo lumbosacro para *Alligator mississippiensis* mencionando que está constituido por 4 nervios espinales. El nervio ciático está formado por el aporte de dos nervios

espinales principalmente por uno con un pequeño aporte de un segundo. Akita (1992) describe el nervio ciático de *Iguana iguana* y *Varanus dumerillii*, formado por 4 nervios espinales. El trabajo más actual sobre los plexos nerviosos es Arantes (2016) en su tesis doctoral, en la que describe el plexo brachial y lumbosacro para *Iguana Iguana*, y menciona que su plexo lumbosacro está formado por 6 pares de nervios espinales, al igual que lo mencionado por Akita (1992). Arantes (2016), encuentra que existe variación en el número de nervios espinales que conforman el nervio ciático en *Iguana iguana*. En algunos ejemplares se forma a partir de 3 nervios espinales y en otros de 4. En Díaz (1996) el nervio ciático de *Cercosaura parkerii* está formado por dos nervios espinales, de *Liolaemus ramirezae* por 3, y de *Homonota* por 2. Jerez, (2007) reporta que en *Feylinia grandisquamis* está formado por un nervio espinal. En *Liolaemus albiceps* y en la hembra de *L. yanalcu* el nervio ciático está formado por tres ramas espinales, mientras que en *Liolaemus multicolor*, *L. yanalcu*, *Phymaturus*, *Tropidurus*, *Diplolaemus* y *Stenocercus* el nervio ciático está formado por cuatro nervios espinales.

### ***Variación en el número de vértebras***

Akita (1992), describe el plexo lumbosacro para *Iguana iguana* (Iguanidae) y *Varanus dumerillii* (Varanidae). En *Varanus dumerillii*, el origen del plexo lumbosacro corresponde a las ramas ventrales de los nervios espinales 27, 28, 29, S1, S2 y C1 (Akita, 1992). Akita (1992) constató variación intraespecífica en el número de vértebras presacras en *V. dumerillii* y en *Iguana iguana*, hecho que pudimos constatar en *Liolaemus yanalcu*, *L. multicolor*, *L. albiceps* y *Phymaturus laurenti*. Esta variación intraespecífica en el número de vértebras presacras implicaría cambios en la conformación del plexo lumbosacro en relación a qué ramas espinales intervienen. La variación en el número de vertebras presacras parece ser bastante común entre los animales por ejemplo en mamíferos *Mus musculus* (rata domestica) presenta variaciones en vértebras lumbares sacras y caudales, *Sus scrofa* (jabalí) presenta variación en el número de vertebras



torácicas y lumbares, *Mandrillus sphinx* (mandril) presenta variación en sus vertebras sacras, entre otros (Narita y Kuratani, 2005).

## BIBLIOGRAFÍA

- Akita, K. 1992. An anatomical investigation of the muscles of the pelvic outlet in Iguanas (Iguanidae *Iguana iguana*) and *Varanus* (Varanidae *Varanus (dumerillii)*) with special reference to their nerve supply. *Annals of Anatomy, Berlin*.174:119–12.
- Arantes, R. C. 2016. Ossos da coluna vertebral e origens dos plexos braquial e lombossacral da *Iguana iguana iguana*. Universidade Federal de Uberlândia. Tese Doutorado.
- Arantes, R., Carneiro e Silva, F., Lima, A., Soares, M., & Jerbi, J. 2017. Origins of plexus brachial in *Iguana iguana iguana*. *Biosci. J., Uberlândia*. 33:670–674.
- Baumel, J. J.; Breazile, J. E.; Evans, H. E.; King, A. S.; Vanden-Berge, J. Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2. ed. Cambridge: Nuttal Ornithological Society, 1993. 779 p.
- Díaz TA. 1996. Médula, nervios espinales y plexos en *Pantodactylus schreibersi parkerii* (Squamata: Gymnophthalmidae). Trabajo de Licenciatura, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.
- Edlinger, L.1899. The anatomy of the central nervous system of man and vertebrates in general. Philadelphia: The F.A. Davis Publisher.
- Estes, R., K. de Queiroz and J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: R. Estes and G. Pregill, eds. *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford: Stanford University Press. pp. 119–282.
- Etheridge, R. and K. de Queiroz. 1988. A phylogeny of Iguanidae. In: R. Estes and G. Pregill, eds. *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford: Stanford University Press. pp. 283–367.

- Filipski, G. & Wilson, M. 1986. Nerve staining using Sudan Black B and its potential use in comparative anatomy. *Copeia*. 33–37.
- Frost, D.R., Etheridge, R., Janies, D., Titus, T.A., 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *Am. Mus. Novit.*, 1–38.
- Gans C. 1975. Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *Am Zool* 15: 455–467.
- Gans, Carl, Northcutt, R. Glenn, and Ulinski, Philip, eds. (1979). *Biology of the Reptilia*. Volume 10. Neurology B. Academic Press, London, New York, and San Francisco. xiii + 388 pp. Published November 1979.
- Gauthier, J. A., Kearney, M., Maisano, J. A., Rieppel, O., and Behlke, A. D.B. 2012. Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 53(1):3-308. 2012.
- Goodrich, E. S. 1913. Memoirs: metameric segmentation and homology. *Q J Microsc Sci*. 2(59):227–228.
- Gordon, M. S; Blickhan R.; DAbiri, J. O. and Videler, J. J. 2017. *Animal locomotion Physical principles and adaptations*. Boca Raton: Taylor & Francis, 2017.
- Jerez A. 2007. Desarrollo del plan corporal en *Mabuya mabouya*. Tucumán (Argentina): Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán. p. 173.
- Jullien, R. and S. Renous-Lecuru. 1972. Variations du target du nerf ulnaire (ulnaris) et de l'innervations des muscles dorsaux de la jambe chez les lacertiliens (reptiles, squamates): valeur systematique et application phylogenetique. *Bulletin de Musee National d'Histoire Naturelle* 23:207–245.
- Kardong KV. 1998. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. Boston: McGraw-Hill. 747p.

- Lécuru, S. 1968. Constitution du plexus brachial des Lacertiliens (Reptilia). *Journal für Hirnforschung*, Berlin, v. 10:499–513.
- Lobo, F. and R. E. Espinoza 1999. Two new cryptic species of *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae) from northwestern Argentina: resolution of the purported reproductive bimodality of *Liolaemus alticolor*. *Copeia* 1999 (1): 122-140.
- Malik, S., Ahmed, S., Azeem, M. A., Noushad, S. & Sherwani, S. K. 2011. Comparison of sciatic nerve course in amphibians, reptiles and mammals. *Fuuast Journal Biology*, Karachi–Pakistan, 1(2):7–14.
- Martinez-Pereira, M. A., & Zancan, D. M. (2015). Comparative Anatomy of the Peripheral Nerves. In: R. S. Tubbs, E. Rizk, M. M. Shoja, M. Loukas, N. Barbaro & R. J. Spinner (Eds.), *Nerves and Nerve Injuries, Volume 1: History, Embryology, Anatomy, Imaging, and Diagnosis* (pp. 55-77). United States: Elsevier Ltd.
- Narita, Y. and Kuratani, S. 2005. Evolution of the vertebral formulae in Mammals: A perspective on developmental constrain. *Journal of experimental zoology*. 304B:91-106.
- Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H.J., Nicholson, C., 1998a. *The Central Nervous System of Vertebrates*, Vol 3. Springer, Berlin.
- Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H.J., Nicholson, C., 1998b. *The Central Nervous System of Vertebrates*, Vol 2. Springer, Berlin, pp 1045–1150.
- Owen, R. 1986. *The anatomy of vertebrates*, vol. 1: Fishes and Reptiles. London: Longmans, Green, and Co.
- Quipildor, M., Abdala, V., Santa Cruz Farfan, R. & Lobo, F. 2018. Evolution of the cloacal and genital musculature, and the genitalia morphology in liolemid lizards (Iguania: Liolaemidae) with remarks on their phylogenetic bearing. *Amphibia–Reptilia* 39: 63–78.

- Quipildor, M., Quinteros, S. & Lobo, F. 2018. Structure, variation, and systematic implications of the hemipenes of liolaemid lizards (Reptilia: Liolaemidae). *Canadian Journal of Zoology*. 39: 63-78.
- Renous S. 1968. Anatomie compares du membre anterieur des reptiles lepidosauriens. Etude morphologique et interpretation philogenique des variations osseues, musculaires et nerveuses des formes a membres bien developpes. These Doctorat d'état es Sciences Naturelles. L. Universite Paris VII.
- Renous-Lécuru S. 1973. Morphologie comparée du carpe chez les Lepidosauriens actuels (Rhynchocéphales, Lacertiliens, Amphisbaéniens). *Gegenbaurs morph Jahrb Leipzig* 119: 727–766.
- Renous-Lécuru, S. 1972. Discussion sur les variations du plexus brachial de deux Lacertiliens: *Agama agama* Linné (Agamidés) et *Chalarodon madagascariensis* Peters (Iguanidés). *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch, Leipzig*, 118, (1)81–104.
- Romer AS. 1959. The vertebrate body. 2<sup>nd</sup> Edition. WB Saunders Company. 644 pp.
- Rosa-Molinar E., Proskocil B.J., Ettel, M. & Fritsch, B. 1999. Whole-mount procedures for simultaneous visualization of nerves, neurons, cartilage and bone. *Brain Research Protocols* 4:115–123.
- Ruiz, C., y Wade, J. 2002. Sexual Dimorphisms in a Copulatory Neuromuscular System in the Green Anole Lizard. *The Journal of Comparative Neurology* 443:289–297.
- Torrey T. 1987. Morfogénesis de los vertebrados. 3<sup>a</sup> Edición. Editorial LIMUSA.
- Wassersug RJ. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Tech* 51: 131–134.

Wyneken, J., 2003. The external morphology, musculoskeletal system, and neuroanatomy of sea turtles.

In: Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. (Eds.), The biology of sea turtles, Vol. II. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 39–77.

Wyneken, J., 2007. Reptilian neurology: Anatomy and function. Veterinary Clinics of North America:

Exotic Animal Practice 10, 837–853.

## CONCLUSIONES GENERALES

En esta tesis se estudiaron grupos de caracteres tradicionalmente no tenidos en cuenta o considerados de menor importancia, en los estudios sistemáticos y taxonómicos de la familia Liolaemidae.

- 1) Se obtuvieron distintos tipos de variaciones según el set de datos analizados. Así en el capítulo de órganos copuladores se obtuvieron alrededor de 50 caracteres para *Liolaemus* y *Phymaturus*, entre ellos una veintena de apomorfías de distintos grupos, subgéneros, secciones y/o series. Se caracterizó la morfología de los hemipenes de los tres géneros pertenecientes a la familia Liolaemidae (69 spp) y se describieron además los hemipenes de *Diplolaemus leopardinus* y *Tropidurus melanopleurus*.
- 2) Se confirma la presencia de hemiclítoris en las hembras de la familia Liolaemidae, además se logró evertir los hemiclítoris de algunas especies de *Phymaturus* en las que se reportan variaciones entre los dos grandes grupos y subgrupos, como la presencia de pigmentos, ornamentaciones y forma globosa similar a la observada en los machos. Los caracteres observados en los hemiclítoris son los mismos de su contraparte masculina, exhibiendo los mismos estados (pigmentación, surco, etc.).
- 3) Existe un cambio ontogenético entre ejemplares juveniles y adultos en cuanto al grado de ornamentación y forma general del hemipene. Algo similar ocurre cuando se comparan especies pequeñas con grandes del mismo grupo. Los hemiclítoris de mayor tamaño que se describen y presentan surco, pigmentación y ornamentación mientras que los mas pequeños carecen de ornamentación y son de forma mas tubular. Estos casos observables de hemipenes

y hemiclitoris posiblemente se deban a fenómenos de pedomorfosis que requieren de mayor estudio.

- 4) La musculatura de la región cloacal y los relacionados con la genitalia presentan variaciones en los músculos (17 caracteres). Se describen 3 nuevos músculos relacionados (no reportados perviamente en la literatura). Encontramos reducción de la musculatura referida a la eversión de los hemiclitoris, la vertebra caudal a partir de la cual comienzan la autotomía varía entre las especies y entre los sexos esto es importante con respecto a la funcionalidad de la musculatura caudal y asociada a la genitalia (las hembras presentan en todos los casos menos número de vertebrae preautotómicas).
- 5) No se encontró relación entre el tamaño del hemipene y la forma en que los musculos retractor y transversos se originan en las vértebras. Los numerosos cambios que se producen en la evolución de músculos y caracteres hemipeneanos son (lo que se ha visto hasta el momento independientes). Probablemente las diferencias en caracteres morfométricos tengan mas que ver con el sistema llave cerradura (que deberá estudiarse mas profundamente).
- 6) El capítulo de nervios revela que es el set de caracteres más conservativo ya que hasta el momento se obtuvieron solamente un par de ellos (número de nervios espinales que intervienen en la formación del plexo, y la inervación de la región del zeugopodio por medio del interóseo o el peroneo). El estudio mas detallado de inervación mas periférica y la que alcanza propiamente a los órganos genitales podría exhibir mayor variación (para ello deben afrontarse estudios histológicos y tinciones específicas). Se aclara la homología de los nervios del zeugopodio y se propone la nomenclatura mas apropiada para los mismos en el caso de liolémidos y tropiduridos.



- 7) Se demostró que la morfología hemipeneana en los liolémidos puede y debe ser tomada en cuenta en estudios taxonómicos y filogenéticos, en efecto cuando analizando solo la información anatómica de estos órganos se recuperan cladísticamente los principales grupos reconocidos en la literatura. También se encontró que toda la evidencia anatómica estudiada aquí sugiere *Ctenoblepharis adspersa* estará más relacionada con especies de *Liolaemus* y por ende su status genérico debiera ser revisado.
- 8) El conocimiento anatómico descriptivo sobre la genitalia, musculatura y nervios obtenidos en esta tesis, pueden resultar en el punto de partida para futuras investigaciones por ejemplo: debatir cuestiones interesantes relacionadas con la morfología funcional de estructuras estrechamente relacionadas con el comportamiento reproductivo de todas estas especies (apertura cloacal, hemipenes / movimiento hemiclitoris, autotomía caudal y sus efectos sobre el resto de la musculatura, eficacia de la cópula, etc.).
- 9) Finalizada esta tesis se completaron todos los objetivos propuestos: en el capítulo 1 se cumplen con los objetivos 1, 3 y 4: describir en forma detallada los hemipenes y hemiclitoris de los principales géneros y subclados de la familia Liolaemidae, y representantes de las Familias relacionadas (Leiosauridae y Tropiduridae). Además se discuten en el contexto de la filogenia de los grupos. En el capítulo 2 se cumple con el objetivo 2, 3 y 4: describir en forma detallada la musculatura asociada a los hemipenes, hemiclitoris y apertura cloacal de los principales géneros y subclados de la familia Liolaemidae. Analizar la musculatura en un contexto filogenético e identificar apomorfías de los músculos para la sistemática del grupo. En el capítulo 3 se termina de cumplir con el objetivo 2: describir la innervación motora de la región cloacal.

## PERSPECTIVAS FUTURAS

El conocimiento de la anatomía básica de la genitalia, musculatura y nerviosa, permite a futuro la formulación de nuevas preguntas y desarrollar diferentes líneas de investigación. Se pretende a futuro desarrollar algunas de ellas:

Comparar la tasa de evolución de los caracteres hemipeneanos en Liolaemidae con respecto a los caracteres morfológicos, a través, de métodos filogenéticos comparativos para evaluar la propuesta de Klaclo et al., (2015) en la que menciona que los caracteres hemipeneanos evolucionan más rápidos que otros caracteres morfológicos.

Evaluar la hipótesis de llave-cerradura Mayr (1963) estudiando la morfología de las cloacas de las hembras y relacionándolas con las características de los hemipenes. Al mismo tiempo analizar el modo de evolución de los caracteres referidos a la ornamentación versus a aquellos que hacen a la morfometría de estos órganos.

Realizar un estudio más detallado de las innervaciones de los músculos de las extremidades posteriores con fin de determinar si existen variaciones a nivel de regiones, y la forma en la que se innervan los músculos.

Realizar un estudio profundo sobre las homologías de los nervios.

Estudiar a nivel microscópico las terminaciones nerviosas de los hemipenes y hemiclítoris con el fin de evaluar si existe diferencias en la innervación entre machos y hembras.

Para los tetrápodos se sabe que existen variación en el ensanchamiento (Verma, 2013; entre otros) (número de fibras, o mayor mielinización) de los nervios relacionado con el grado de desarrollo del plexo, ambas características podrían estar relacionadas con el mayor o menor uso de las extremidades (Ver diferentes velocidades de carrera en distintos liolémidos Tulli et al (2012).

Realizar análisis de redes entre los sistemas óseo, muscular y nervioso con la finalidad de determinar si existen patrones de las extremidades que puedan interpretarse en este contexto teórico.

Realizar comparaciones entre el patrón de inervaciones a nivel del autopodio, es posible que reporte más variación entre especies con modos de vida y hábitos diferentes. Por ejemplo, *Basiliscus plumifrons*, que es capaz de correr sobre el agua, requiere de una extremidad con medidas y proporciones particulares (pie 30% aproximadamente de la longitud hocico-cloaca) para ese fin, así como de un "pataleo" particular imprimiendo ángulos e impulsos distintos (Glasheen y McMahon, 1996, Hsieh, 2003). *Phymaturus* con extremidades muy cortas (pie, por ejemplo, con un 20,85% aproximadamente de la longitud hocico-cloaca), habita en ambientes rocosos, es de menor movilidad y utiliza grietas como refugios, exhibe una forma de vida muy alejada del *Basiliscus*. Los músculos, tendones y la inervación de ambas extremidades probablemente reflejen cambios más importantes que las comparaciones realizadas entre especies de un mismo género con historia y relaciones muy cercanas (por ejemplo, *Liolaemus* y *Phymaturus*).

## Bibliografía

Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press.

Klaczko, J., Ingram, T., and Losos, J. 2015. Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. J. Zool. 44–48.

## Suplemento

Acronimos de colección científicas utilizados en toda la tesis:

MCN: Museo de ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Argentina.

FML: Fundacion Miguel Lillo, Tucuman, Argentina.

IBIGEO: Instituto de Bio y Geo ciencias del NOA, Salta, Argentina.

MUSA: Museo de la Universidad de San Agustín, Arequipa, Peru.

## Capítulo 1: Organos Copuladores

A continuación, se muestra la lista de caracteres con sus estados y las descripciones de los caracteres. La variación de los estados de caracteres de caracteres continuos y discretos se enumera en material suplementario (Tabla 1S y 2S).

*Ctenoblepharys adspersa*, MUSA 4742, 4613, Reserva Nacional San Fernando, Ica, Perú.

*Diplolaemus leopardinus*, MCN 4868 Primeros pinos, Neuquen. *Liolaemus abaucan*, IBIGEO 5080, Palo Blanco, Catamarca, Argentina (27°22'22"S, 67°45'17,5"W. 1967 msnm). *Liolaemus albiceps* MCN 423,

431Km 140, Ruta Nacional 51. Salta, Argentina (24°15'54.9"S, 66°12'19 W), MCN 1019, 1196, 3 km al Nevado del Acay, departamento Los Andes, Salta, Argentina. *Liolaemus austromendocinus* MCN 3686

(35°55'44,80" S, 68°32'70" W. 1711 msnm) Sierra del Nevado, Neuquen, Argentina. *Liolaemus canqueli* MCN 1289 Paso de los Indios, Chubut, Argentina. *Liolaemus ceii* MCN 3744 Pampa de

Loncoluam (38°53'04.40"S; 70°55'49,70"W. 1540 msnm), Alumine, Neuquén, Argentina. *Liolaemus chlorostictus* 3476 S/D. *Liolaemus coeruleus* MCN 3794 (38°54'14,70"S; 70°43'59.50"W. 1705 msnm)

Primeros Pinos, Neuquén, Argentina. *Liolaemus crepuscularis* IBIGEO 5196 laguna Blanca, (26°43'21,4"S, 66°58'27,1"W), Catamarca, Argentina. *Liolaemus cuyanus* IBIGEO 5084 medanales (27°28'49,2"S,

67°39'29,8"W. 1717 msnm) Catamarca, Argentina. *Liolaemus dorbignyi* MCN 2121 Puesto la Lagunita, Medanitos, Catamarca, Argentina. *Liolaemus escapularis* IBIGEO 5098 Santa Maria, (25°59'38,6"S,

66°15'41,4"W. 2221 msnm) Catamarca, Argentina. *Liolaemus escarchadosi* MCN 1520 S Lago Argentino, (50°22.471'S, 71°35.578'W. 830 msnm) Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus espinozai* MCN 212 camino a

Andalgalá (Km 1443) (27° 13'639"S, 66°14'930"W), Catamarca, Argentina. *Liolaemus gracilis* MCN 1625 Mar del Sur, General Alvarado, Buenos Aires, Argentina. *Liolaemus hatcheri* MCN 851 Estancia Belgrano, Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus irregularis* MCN 1019, 1875 San Antonio de los Cobres, Los Andes, Salta, Argentina. MCN 3429, 3430, Antonio de los Cobres por RN 40 (24°00'862' S, 66°14'268' W. 3478 msnm) Salta, Argentina. *Liolaemus kingii* MCN 1546 Rio Seco, (48°31.817'S, 67°44.081'W) Magallanes, Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus koslowskyi* IBIGEO 5071 Condor Huasi (27°31'40,2"S, 67°02'23,3" W. 1548msnm) Belén, Catamarca, Argentina MCN 1428 Corral Quemado, Catamarca, Argentina. *Liolaemus Kriegi* MCN 3869 Ruta 23 Camino a las Bayas, (41°07'2"S, 70° 53'40.1"W. 978 msnm) Pilcaniyeu, Rio Negro, Argentina. *Liolaemus lavillai* MCN 2693 Parque nacional los cardones, (25°05'09''S, 66°00'00''W. 2995 msnm) Cachi, Salta, Argentina. MCN 5603, Ing. Maury (RN 51, a 71 km de Salta Capital), Salta, Argentina. *Liolaemus lobo* MCN 4554 Los Lagos, (237, 41° 01' 55" S; 71° 09' 38"W. 900 msnm) Neuquén, Argentina. *Liolaemus magellanicus* MCN 859 Cordón de Los Escarchados, (50°22.702'S, 71°36.868'W. 960 msnm) Lago Argentino Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus mapuche* MCN 4817 RN 22, Zapala, (38° 53' 56.7"S, 69° 48' 56.6"W. 925msnm) Neuquén, Argentina. *Liolaemus melanops* MCN 1313 Las Plumas, Martires, Chubut. *Liolaemus molinai* FML 26005, a 53 km de San Pedro de Atacama, Antofagasta, Chile. *Liolaemus multicolor* MCN 1445 5249, 5253 Estación Muñano, Los Andes, Salta, Argentina. *Liolaemus ornatus* MCN 3595, 2213 Castro Tolay, (22°26'28,"S, 66°09'40,3"W. 2890 msnm) departamento de Cochinoca, Jujuy, Argentina. *Liolaemus poecilochromus* MCN 4534 Orilla de la Vega del Hombre Muerto, (25° 31' 20,9" S; 66° 57' 51,4" W) Antofagasta de las Sierras, Catamarca, Argentina MCN 1983 Incahuasi, Salar del Hombre Muerto Antofagasta de las Sierras, Catamarca, Argentina. *Liolaemus puna* MCN 698 Casa Mocha, Subiendo al NW del nevado de Chañi 4500msnm, Jujuy, Argentina. *Liolaemus pyriphlogos* Camino de Humahuaca a Chorcán, (23°10'761"S, 65°11709"W. 4251 msnm) Jujuy, Argentina. *Liolaemus ramirezae* MCN 2835 recta de Tin Tin, (25° 13.887 S, 65° 56.488 W. 3165 msnm) Cachi, Salta, Argentina. *Liolaemus rothi* MCN 3912 El Cuy, (40°20'47.1"S, 68°58'50.3"W. 1194 msnm) Rio Negro, Argentina. *Liolaemus sanjuanensis* UNSJ 746 Sierra pie de Palo, San Juan, Argentina. *Liolaemus sarmientoi* MCN 1500 Güer Aike, (51°37.257'S, 69°41.857'W), Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus scrocchii* MCN 2136 Susques, Jujuy, Argentina. *Liolaemus Shehuen* MCN 4330 Gan gan, Telsen, Chubut. *Liolaemus tandiliensis* MCN 1605 Sierra de los Padres, General Pueyrredón, Buenos Aires, Argentina. *Liolaemus vulcanus* IBIGEO 5171, Antofagasta de las Sierras, (25°50'12,4"S, 67°17'38,1"W. 4148msnm) Catamarca, Argentina. *Liolaemus wiegmanni* IBIGEO 4743 Serranía de Santa Bárbara, (24° 18'01" S, 64° 29'31" W. 1406m) Jujuy, Argentina. *Liolaemus yanalcu* MCN 1750 5297, 5310 Estación Muñano, Camino al Acay (24°20'47,5"S, 66° 9'33,9" W. 4178 msnm) Departamento Los Andes, Salta, Argentina. *Liolaemus zullyae* MCN 1543 Camino a Portezuelo, Perito Moreno, (46°30.402'S, 71°00.423'W) Santa Cruz, Argentina. *Phymaturus aguanegra* MCN 3284 RN 150 30° 11' 80"S, 69° 14' 70"W. 3400msm San Juan, Argentina. *Phymaturus cacivioi* MCN 3889 12,63 km al suroeste de mencue RP 67

40°30'53.90"S; 69°42'25.00"W 1140 msnm. El Cuy, Rio Negro, Argentina. *Phymaturus castillensis* MCN 3964 Sierra del Castillo, Estancia La Juanita, adyacente a RP 24, 58 km al NW de Sarmiento, Chubut

45°08'11.30"S; 69°10'10.40"W 405 msnm. Sarmiento, Chubut, Argentina. *Phymaturus ceii* MCN 3940 RP 6

40°20'47.1"S; 68°58'50.3"W. 1194 msnm. El Cuy, Rio Negro, Argentina. *Phymaturus cf punae* MCN 1642 El Peñón, Gualcamayo. 29°41'28,9"S; 68°48'39,3"W. 2820 msnm. San Juan, Argentina. *Phymaturus denotatus* IBIGEO 5220 33,6 km desde el pueblo de Laguna Blanca hacia Aguas Calientes (23,5 km desde Aguas Calientes hacia Laguna Blanca). Belen, Catamarca, Argentina. *Phymaturus dorsimaculatus* MCN 3737 Al Norte del Huecu, 37° 36'31''S; 70°37'53.2''W; 1644 msnm. Ñorquin, Neuquen Argentina. *Phymaturus espectabilis* MCN 1212 28 km al S. de Ingeniero Jacobacci. Rio Negro, Argentina. *Phymaturus etheridgei* MCN 4305 entre Ingeniero Jacobacci y Molihue (Ruta provincial 76), 41°34'47.2'' S, 69°23'33.0''W. 818 msnm. 25 de mayo Rio Negro, Argentina. *Phymaturus extrilidus* MCN 2709 Aguada de Pinchagua, Don Carmelo, San Juan, Argentina. *Phymaturus indistinctus* MCN 3954 19 km al Oeste de Los Manatiales RP 20

45°27'S 69°42'O 669 msnm. Rio Senguer, Chubut, Argentina. MCN 1275 Las Pulgas (cerro frente a Gruta de la Virgen) Sarmiento Chubut. *Phymaturus laurenti* IBIGEO: 5179, 5179 Antofagasta de la Sierra, Catamarca, Argentina. *Phymaturus palluma* MCN: 2894, Valle Hermoso, Mendoza, Argentina. *Phymaturus patagonicus* MCN 3275, 1251, Telsen, Chubut, Argentina. *Phymaturus quерque* MCN 3866 a 9,5 km al sur de Laguna Blanca ruta 46 39°08'02.40"S; 70°25'45.80"W 1387msm, Catan Lil, Neuquen. *Phymaturus rahuensis* IBIGEO 5541 Ruta Provincial 46, aproximadamente 25 km al Este de Rahue; 5 km al Oeste del cruce con RP 24. Roquedal al márgen del camino (Localidad Tipo), Catan Lil, Neuquen, Argentina. *Phymaturus samuncurensis* MCN 4550 Ruta Nac. 231, 1 km de empalme Ruta Nac. 237, 41° 01' 55" S; 71° 09' 38", 900 msnm. Valcheta, Rio Negro, Argentina. *Phymaturus spurcus* MCN 1238 Cerro frente Estancia Huanuluan. Ruta 23 a 22 Km al Oeste de Jacobacci, Rio negro, Argentina. *Phymaturus tenebrosus* IBIGEO 5590 Ruta Nacional 23, a 7,1 km al SE de Los Juncos, Pilcaniyeu, Rio Negro, Argentina. *Phymaturus williamsi* MCN 3264 Quebrada vallecito, 40 km al O ciudad de Calingasta, 31°11'21''S; 69°42'15.1''O, 3000 msnm. Calingasta, San Juan, Argentina. *Phymaturus zapalensis* MCN 3867 Entrada norte del Parque nacional Laguna Blanca. El Mirador. Catan Lil, Neuquen, Argentina. *Tropidurus melanopleurus*, IBIGEO 5331 Margen del río Bermejo, antes del puente sobre el río, en sentido Argentina-Bolivia (Municipalidad de Aguas Blancas); 22°43'12,6078" S; 64°23'47,4714" W; 439 msnm, Oran, Salta, Argentina.

**Tabla S1** capítulo 1: Caracteres continuos género *Liolaemus*

Character	0	1	2	3	4	5	6
<i>C. adspersa</i> (2)	0,07	0,82	0,70	0,16	0,35	0,45	0,63
<i>L. albiceps</i> (4)	0,09	0,83	0,74	0,02	0,26	0,33	0,43
<i>L. irregularis</i> (4)	0,06	0,86	0,73	0,03	0,27	0,31	0,44
<i>L. koslowskyi</i> (1)	0,12	0,84	0,70	0,02	0,22	0,25	0,36
<i>L. lobo</i> (1)	0,13	0,78	0,64	0,03	0,21	0,29	0,43
<i>L. ornatus</i> (1)	0,11	0,73	0,63	0,03	0,23	0,30	0,44
<i>L. rothi</i> (1)	0,12	0,81	0,71	0,02	0,20	0,27	0,37
<i>L. canqueli</i> (1)	0,12	0,65	0,58	0,03	0,22	0,39	0,50
<i>L. mapuche</i> (1)	0,06	0,86	0,74	0,31	0,29	0,30	0,43
<i>L. lavillai</i> (1)	0,10	0,84	0,77	0,02	0,27	0,29	0,42
<i>L. scapularis</i> (1)	0,07	0,92	0,86	0,04	0,30	0,31	0,44
<i>L. cuyanus</i> (1)	0,08	0,91	1,01	0,04	0,24	0,29	0,45
<i>L. abaucan</i> (1)	0,10	0,71	0,62	0,03	0,28	0,34	0,51
<i>L. shehuen</i> (1)	0,11	0,83	0,77	0,02	0,19	0,26	0,42
<i>L. crepuscularis</i> (1)	0,10	0,79	0,66	0,02	0,27	0,32	0,46
<i>L. melanops</i> (1)	0,14	0,87	0,74	0,01	0,18	0,27	0,40
<i>L. wiegmannii</i> (1)	0,12	0,65	0,63	0,01	0,26	0,35	0,46
<i>L. espinozai</i> (1)	?	0,87	0,76	0,06	0,24	0,27	0,38
<i>L. chlorostictus</i> (1)	0,12	0,70	0,64	0,01	0,21	0,26	0,41
<i>L. dorbignyi</i> (1)	0,09	0,78	0,68	0,02	0,40	0,45	0,55
<i>L. multicolor</i> (3)	0,10	0,85	0,77	0,02	0,26	0,36	0,55
<i>L. poecilochromus</i> (1)	0,09	0,71	0,63	0,02	0,24	0,33	0,47
<i>L. scrocchii</i> (1)	0,10	0,80	0,71	0,03	0,23	0,28	0,49
<i>L. vulcanus</i> (1)	0,10	0,72	0,68	0,02	0,25	0,31	0,44



<i>L. molinai</i> (1)	0,10	0,80	0,78	0,02	0,36	0,41	0,59
<i>L. escarchadosi</i> (1)	0,11	0,86	0,75	0,01	0,25	0,31	0,46
<i>L. hatcheri</i> (1)	0,14	0,87	0,78	0,02	0,17	0,22	0,38
<i>L. kingii</i> (1)	0,11	0,88	0,82	0,00	0,21	0,24	0,51
<i>L. zullyae</i> (1)	0,11	0,85	0,71	0,02	0,19	0,20	0,42
<i>L. sarmientoi</i> (1)	0,13	0,80	0,74	0,01	0,18	0,21	0,27
<i>L. magellanicus</i> (1)	0,09	0,82	0,69	0,06	0,30	0,38	0,55
<i>L. ceii</i> (1)	0,13	0,85	0,70	0,02	0,20	0,22	0,48
<i>L. coeruleus</i> (1)	0,14	0,87	0,66	0,02	0,23	0,26	0,43
<i>L. gracilis</i> (1)	0,11	0,72	0,54	0,03	0,28	0,30	0,38
<i>L. kriegi</i> (1)	0,11	0,86	0,71	0,02	0,17	0,24	0,47
<i>L. puna</i> (1)	?	0,78	0,70	0,03	0,31	0,38	0,66
<i>L. ramirezae</i> (1)	0,11	0,84	0,72	0,02	0,21	0,35	0,41
<i>L. sanjuanensis</i> (1)	0,08	0,83	0,00	0,03	0,27	0,31	0,33
<i>L. tandiliensis</i> (1)	0,09	0,79	0,75	0,03	0,24	0,27	0,39
<i>L. yanalcu</i> (3)	0,09	0,92	0,83	0,06	0,23	0,26	0,38
<i>L. pyriphlogos</i> (1)	0,12	0,71	0,59	0,05	0,32	0,37	0,48
<i>L. austromendocinus</i> (1)	0,10	0,74	0,62	0,03	0,28	0,34	0,46
<i>P. patagonicus</i> (1)	0,08	0,85	0,49	0,11	0,57	0,69	0,87
<i>P. palluma</i> (1)	0,08	0,94	0,74	0,10	0,26	0,31	0,43
<i>P. laurenti</i> (1)	0,08	0,91	0,74	0,14	0,33	0,39	0,47

tabla S2: capítulo 1. codificación de caracteres hemipeneanos del género *Liolaemus*. Los caracteres fueron codificados según su variación en binarios, polimórficos o multiestados (- para carácter no aplicable).

Character	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>C. dispersa</i>	5	-	0	0	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	-	0	1	-	0	-	-	-	-	-	1	1	1	0	0	5	1	1	1	0
<i>L. albiceps</i>	0	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	0	0	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0
<i>L. irregularis</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	1	0	1	0	0	2	1	1	0	0
<i>L. kostonskii</i>	3	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	1	0	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	0	1	1	1	4	2	0	1	1	0
<i>L. lohai</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	1	1	1	1	3	2	0	1	1	0
<i>L. ornatus</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	3	0	0	0	-	-	-	-	-	1	1	1	0	4	3	0	1	1	0
<i>L. rothi</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	3	0	0	0	-	-	-	-	-	1	1	0	1	4	1	0	0	0	0
<i>L. canqueli</i>	3	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	0	0	1	2	0	1	0	-	-	-	-	-	0	1	0	2	4	2	0	1	1	0
<i>L. mapuche</i>	3	-	0	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	1	1	1	1	3	1	1	1	1	0
<i>L. lavillai</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	1	1	1	0	2	2	1	1	1	0
<i>L. scapularis</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0
<i>L. cuyanus</i>	3	-	0	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0
<i>L. abaucan</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	-	1	1	1	2	0	1	0	-	-	-	-	-	1	1	1	1	4	2	1	1	1	0
<i>L. shehuen</i>	3	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	0	0	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	1	0	0	2	3	2	1	1	1	0
<i>L. crepuscularis</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	-	1	1	1	2	0	1	0	-	-	-	-	-	1	1	1	1	3	2	1	1	1	0
<i>L. melanops</i>	3	-	0	1	1	1	0	1	1	1	0	-	0	0	1	3	0	0	0	-	-	-	-	-	0	1	0	3	4	2	0	0	1	0
<i>L. wiegmannii</i>	3	-	0	1	0	1	0	1	1	1	1	-	1	1	1	2	0	1	0	-	-	-	-	-	1	1	1	2	3	1	1	1	1	0

<i>L. chlorostictus</i>	3	-	0	1	0	1	0	1	1	1	1	2	-	0	1	0	4	0	0	0	-	-	-	-	-	1	0	0	0	2	4	0	1	1	0	
<i>L. dorbignyi</i>	3	-	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	-	0	1	0	2	0	1	0	-	-	-	-	-	1	0	0	0	1	3	0	1	0	0	
<i>L. multicolor</i>	3	-	0	1	0	1	0	1	1	1	1	2	-	0	0	0	2	0	2	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	2	3	0	1	0	0	
<i>L. poecilochromus</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	-	0	0	1	2	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	
<i>L. scroochii</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	-	0	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	
<i>L. vulcanus</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	-	0	0	1	2	0	2	0	-	-	-	-	-	1	0	0	0	3	2	0	1	1	0	
<i>L. molinae</i>	3	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	0	2	0	2	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	
<i>L. escarchadosi</i>	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	4	1	-	[01]	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	
<i>L. hatcheri</i>	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	3	1	-	1	0	0	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1	0	1	1	
<i>L. kingii</i>	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	-	1	0	0	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1	0	1	1	
<i>L. zulysae</i>	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	3	1	-	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	
<i>L. sarmentoi</i>	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	-	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	
<i>L. magellanicus</i>	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	1	3	1	-	[01]	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	
<i>L. ceii</i>	1	-	0	1	0	1	1	1	0	[12]	0	0	1	1	1	1	2	1	-	1	1	1	[01]	0	1	-	-	-	-	-	-	0	1	1	0	1
<i>L. coeruleus</i>	2	-	0	1	0	1	0	1	1	[12]	1	0	0	0	0	1	0	1	-	1	1	1	[01]	1	0	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	
<i>L. gracilis</i>	4	-	0	1	1	1	1	1	0	[12]	1	0	1	1	1	1	0	1	-	[01]	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>L. kriegi</i>	1	-	0	1	0	1	1	1	0	[12]	0	0	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	[01]	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	
<i>L. puna</i>	4	-	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	-	-	-	-	0	1	-	1	1	1	[01]	0	1	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	
<i>L. ramirezae</i>	4	-	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	-	-	-	-	0	1	-	[01]	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>L. sanjuanensis</i>	4	-	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	-	-	-	-	0	1	-	[01]	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	1	
<i>L. tandiliensis</i>	4	-	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	-	-	-	-	0	1	-	[01]	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	1	
<i>L. yanalcu</i>	4	-	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	-	-	-	-	0	1	-	[01]	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>L. pyriphlogos</i>	4	-	0	1	1	1	1	1	0	2	0	0	-	-	-	-	0	1	-	1	1	1	[01]	0	1	-	1	-	-	-	-	1	1	0	1	
<i>L. austromendocinus</i>	1	-	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	-	[01]	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	
<i>P. patagonicus</i>	6	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	-	-	-	-	1	-	1	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	0	1	1	1	
<i>P. palluma</i>	6	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	-	-	-	-	1	-	1	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	0	1	1	1	
<i>P. laurenti</i>	6	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	-	-	-	-	1	-	1	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	0	1	1	1	

**Note:** The characters were coded by their variation in binary, polymorphic binary, multistate, and polymorphic multistate. (- character no applicable).

Tabla S3 capítulo 1 organos copuladores genero *Phymaturus*.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>L. multicolor</i>	0	0	1	?	1	?	0	0	1	0	0	?	?	0
<i>L. irregularis</i>	0	0	1	?	1	?	0	0	1	0	0	?	?	0
<i>L. ceii</i>	[01]	[01]	1	?	1	?	0	0	1	0	0	?	?	0
<i>P. dorsimaculatus</i>	1	1	1	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>P. queque</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. denotatus</i>	1	1	0	2	0	2	1	0	0	0	1	0	0	2
<i>P. laurenti</i>	1	1	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. aguanegra</i>	1	1	0	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>P. cf_punae</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. extrilidus</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	1
<i>P. williamsi</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. palluma</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. castillensis</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	0	1	1	1	2	2
<i>P. indistinctus</i>	1	1	1	?	?	?	1	[12]	[01]	1	1	1	2	2
<i>P. patagonicus</i>	1	1	1	?	?	?	0	0	0	1	1	1	2	0
<i>P. ceii</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	2
<i>P. etheridgei</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	2	2
<i>P. samuncurensis</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	2	2
<i>P. tenebrosus</i>	1	1	1	?	?	?	1	2	1	1	1	1	2	1
<i>P. spurcus</i>	1	1	1	?	?	?	0	2	0	1	1	1	1	1
<i>P. espectabilis</i>	1	1	1	?	?	?	0	2	0	1	1	1	1	1
<i>P. cacivioi</i>	1	1	1	?	?	?	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>P. niger</i>	1	1	1	?	?	?	1	0	1	1	1	1	2	1
<i>P. rahuensis</i>	1	1	1	?	?	?	1	2	1	1	1	1	2	1
<i>P. robustus</i>	1	1	1	?	?	?	1	2	1	1	1	1	2	1
<i>P. zapalensis</i>	1	1	1	?	?	?	0	2	1	1	1	1	1	0
<i>P. delheyi</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	2
<i>P. nevadoi</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	1	0	1	1	2	2
<i>P. payuniaie</i>	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	2

*P. sitesi*

1      1      1      ?      ?      ?      1      1      1      1      1      1      1

2

Los caracteres fueron codificados según su variación en binarios, polimórficos o multiestados.

## Suplemento capítulo 2: Musculos región Cloacal

### Material Biológico

*Ctenoblepharys adspersa* MUSA (Museo de la Universidad de San Agustín, Arequipa, Perú) 4613 macho; MUSA 4612 hembra Reserva Nacional San Fernando, Ica, Perú. *Diplolaemus leopardinus* Sj 190 Primeros Pinos, Neuquén, Argentina. *Liolaemus yanalcu* MCN 1750 6,7 Km O de Estación Muñano. Camino al Acay. 24°20'47,5" S; 66°9'33,9" O; 4178 msnm. Dpto Los Andes, Salta, Argentina. *Liolaemus albiceps* MCN 423 Km 140, Ruta Nacional 51. Salta. S 24°15'54.9"; O 66°12'19.0". *Liolaemus austromendocinus* MCN 3686 Sierra del Nevado 35°55'44.80"S; 68°32'36.70"W 1711 msnm, Malargüe, Mendoza, Argentina. *Liolaemus irregularis* MCN 1019 Desde Estación Muñano, 7 km al Nevado del Acay, Dpto Los Andes, Salta, Argentina. *Liolaemus multicolor* MCN 1445 4 km al S. De Estación Muñano, camino al Acay, Salta, Argentina. *Phymaturus cf cacivioi* MCN 3889 12,63 km al suroeste de mencue RP 67 40°30'53.90"S; 69°42'25.00"W 1140 msnm, El Cuy, Río Negro, Argentina. *Phymaturus cf punae* MCN 1642 macho; MCN 4078 hembra *Phymaturus dorsimaculatus*. PP27 *Phymaturus extrilidus* MCN 2709 macho; MCN 2727 hembra Don Carmelo, Campamento. San Juan, Argentina. *Phymaturus indistinctus* MCN 3954 19 km al Oeste de Los Manantiales RP 20 45°27'S 69°42'O 669 msm, Río Senguer, Chubut, Argentina. *Phymaturus indistinctus* MCN 1275 Las Pulgas (cerro frente a Gruta de la Virgen), Sarmiento, Chubut, Argentina. *Phymaturus laurenti* IBIGEO 5179 Quebrada de Calalaste, 39,9 km desde Antofagasta de la Sierra por RP 44. 25°46'35,0"S; 67°30'09,6"W; 4150 msnm, Antofagasta, Catamarca, Argentina. *Phymaturus palluma* MCN 2894 Valle Hermoso, Mendoza, Argentina. *Phymaturus patagonicus* MCN 3275 RP8 a 80km NO cruce ruta provincial RP4 42° 11' 20.8" 66° 23' 6.7", Telsen, Chubut, Argentina. *Phymaturus punae* MCN 3117 hembra S/D *Phymaturus querque* MCN 3866 macho; MCN 3859 hembra 9,5 km al sur de Laguna Blanca ruta 46 39°08'02.40"S; 70°25'45.80"W 1387msm, Catan Lil, Neuquén, Argentina. *Phymaturus samuncurensis* MCN 4550 Ruta Nac. 231, 1 km de empalme Ruta Nac. 237, 41° 01' 55" S; 71° 09' 38", 900 msnm, Valcheta, Río Negro, Argentina. *Phymaturus spurcus* MCN 1238 macho; MCN 1245 hembra Cerro frente Estancia Huanuluan. Ruta 23 a 22 Km al Oeste de Jacobacci, Río Negro, Argentina. *Tropidurus melanopleurus* IBIGEO 5331 macho, IBIGEO 5332 hembra Margen del río Bermejo, antes del puente sobre el río, en sentido Argentina-Bolivia (Municipalidad de Aguas Blancas); 22°43'12,6078" S; 64°23'47,4714" W; 439 msnm, Orán, Salta, Argentina.

Tabla S4: capítulo 2

carácter especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Ctenoblepharys adspersa</i>	1	0	[01]	1	1	0	1	NA	1	3	[34]	1	0	2	2	2	0
<i>Liolaemus irregularis</i>	1	2	[01]	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	1	?
<i>Liolaemus austromendocinus</i>	1	3	[01]	1	1	1	0	1		2	3		1	1	2	0	1
<i>phymaturus laurenti</i>	1	1	[23]	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3	[23]	[23]	?
<i>Phymaturus palluma</i>	1	1	3	0	0	0	0	0	1	1	[12]	1	1	2	2	2	1
<i>Phymaturus patagonicus</i>	1	2	4	0	0	0	0	0	1	2	3	1	1	2	3	3	2
<i>Tropidurus melanopleurus</i>	0	1	3	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	3	3	1
<i>Diplolaemus leopardinus</i>	0	1	5	0	0	0	0	0	1	2	3	1	2	3	4	4	?

Tabla capítulo 2 musculos de la región clocal. Los caracteres fueron  
codificados según su variación en binarios, polimórficos o multiestados.



## Suplemento Capítulo 3: Plexo Lumbosacro

### Material Biológico

*Diplolaemus leopardinus* MCN: 4868 y 4873 machos MCN 4875 hembra Ruta Provincial 13, entre Primeros Pinos y Kilca. 38° 54' 10.0"S; 70° 44' 18.5"O. 1718 msnm, Picunches, Neuquen, Argentina.

*Liolaemus albiceps* MCN 1862 macho MCN 1187 hembra Camino al Acay desde Estación Muñano (7 Km) Los Andes, Salta Argentina. *Liolaemus multicolor* MCN: 1467 macho a 5 km al S. De Estación Muñano, camino al Acay, Los Andes, Salta, Argentina, 2800 25 km al norte de San Antonio de los Cobres por ruta 40. 24°00'862''S; 66°14'268''W; 3478 msnm, Los Andes, Salta Argentina, MCN 1658 hembra 2,5 km SO de Tres Morros (Ruta 40), camino a Salinas Grandes, Salta, Argentina. *Liolaemus yanalcu* IBIGEO 5506 SN macho MCN 2325 hembra 25 km al norte de San Antonio de los Cobres por ruta 40. 24°00'862''S; 66°14'268''W; 3478 msnm, Los Andes, Salta, Argentina. *Phymaturus laurenti* IBIGEO 5182 macho Quebrada de Calalaste, 39,9 km desde Antofagasta de la Sierra por RP 44. 25°46'35,0"S; 67°30'09,6"W; 4150 msnm; MCN 2853 hembra Around 10km south of El Peñón. 26°39'40.6"S; 67°13'26.3"W; 3815msnm, rocky outcrops 300 m east of Provincial road 43. *P. sitesi* MCN 4764 macho; 4796 hembra Área Natural Protegida Auca Mahuida, entrando desde Ruta Provincial 6.37°42'06.3"S; 68°51'29.5"W; 1569 msnm, Pehuenches, Neuquen, Argentina. *Phymaturus felixi* MCN 3981 macho; 3985 hembra 84.5 km al sur de Paso de Indios por ruta prov. 24, 44° 27' 10.5" S 69° 17' 48.3" W 734 msnm, Chubut, Argentina. *Stenocercus doellojuradoi* MCN: 1153 macho, 1158 hembra, Bosque primario al NE del PNC (al S picada Olmos) Santiago del Estero, Argentina. *Tropidurus melanopleurus* IBIGEO: 5326 y 5334 macho; 5318 hembra Margen del río Bermejo, antes del puente sobre el río, en sentido Argentina-Bolivia, entrada a la izquierda, aproximadamente 1 km después de la aduana (Municipalidad de Aguas Blancas); 22°43'38,7696" S; 64°22'10,8048" W; 411 msnm, Oran, Salta, Argentina.

# Structure, variation, and systematic implications of the hemipenes of liolaemid lizards (Reptilia: Liolaemidae)

M. Quipildor, A.S. Quinteros, and F. Lobo

**Abstract:** The structure of copulatory organs is widely used in systematics for both differentiating species and for studying phylogenetic relationships. We describe the hemipenes of 42 species belonging to the genus *Liolaemus*, representing most of their internal groups. We reported 42 characters, the majority not published previously. We constructed a metatree based on previously proposed phylogenetic studies and optimized the hemipenial characters in this topology. Among the most informative characters are presence or absence of flounces or calyces on the sulcate face, ornamentation of the apex, presence or absence of an asulcate face prominence, and presence of a thickening on the proximal region of the asulcate face. Furthermore, we performed a phylogenetic analysis exclusively with the hemipenial characters, not with the intention of making a phylogeny based on this single set of characters, but rather to demonstrate their significance for the reconstruction of relationships in *Liolaemus*. The obtained results show that the main clades are recovered. We also compared the hemipenial morphology between closely related species to evaluate its taxonomic importance. We conclude that in *Liolaemus*, the hemipenes can be used both for the differentiation of species and to provide additional evidence for establishing their phylogenetic relationships.

**Key words:** *Liolaemus*, hemipenes, morphology, phylogeny, male genitalia.

**Résumé :** La structure des organes copulateurs est couramment utilisée dans la systématique pour différencier les espèces et pour étudier les relations phylogénétiques. Nous décrivons les hémipénis des 42 espèces appartenant au genre *Liolaemus*, qui représentent la plupart des groupes internes de ce genre. Nous rendons compte de 42 caractères, dont la majorité n'a jamais été publiée. Nous avons construit un méta-arbre à la lumière d'études phylogénétiques proposées antérieurement et optimisé les caractères de l'hémipénis dans cette topologie. Parmi les caractères les plus informatifs figurent la présence ou l'absence d'ourlets ou de calices sur la face sillonnée, l'ornementation de l'apex, la présence ou l'absence d'une protubérance sur la face non sillonnée et la présence d'un épaississement de la région proximale de la face non sillonnée. Nous avons en outre réalisé une analyse phylogénétique en utilisant uniquement les caractères de l'hémipénis, non pas pour établir une phylogénie reposant sur ce seul ensemble de caractères, mais plutôt pour démontrer leur importance pour la reconstitution des relations au sein de *Liolaemus*. Les résultats obtenus font ressortir les principaux clades. Nous avons aussi comparé la morphologie de l'hémipénis d'espèces étroitement reliées pour évaluer son importance taxinomique. Nous concluons que, au sein de *Liolaemus*, l'hémipénis peut être utilisé pour différencier les espèces et pour obtenir plus de renseignements permettant d'établir leurs relations phylogénétiques. [Traduit par la Rédaction]

**Mots-clés :** *Liolaemus*, hémipénis, morphologie, phylogénie, organes génitaux mâles.

## Introduction

In many groups of animals, copulatory organs provide a very significant proportion of the characters used in systematic studies. This especially applies to the intromittent organs of males, which are widely used in the taxonomy of, among others, beetles, butterflies and moths, grasshoppers, mollusks, some live-bearing fish and elasmobranchii, snakes, lizards, and some mammal groups (Sharp and Muir 1912; Hamilton 1946; Gordon and Rosen 1951; Jeannel 1955; Tuxen 1970; Higgins 1975; Arnold 1986a; Fitzpatrick et al. 2012; Klaczko et al. 2015; D'Angiolella et al. 2016). Indeed, genital features of invertebrates are so important that accounts of their variations numbering up to hundreds of pages have been produced (Sharp and Muir 1912; Jeannel 1955; Higgins 1975), as well as a substantial glossary of insect genitalia in general (Tuxen 1970). Big differences in male genitalia often allow us to easily distinguish between closely related species. Yet, in some cases, the organs are very uniform in certain aspects of their

morphology and are characteristic of a whole genus or other higher taxa. At higher level taxonomic categories (genera, subfamily, etc.), different groups have copulatory organs that share similar derived features (Böhme 1988; Keogh 1999; Maduwage et al. 2008; Köhler 2009). Greater phylogenetic distance between taxa does not always equal greater differences in genital morphology; it is common to find some markedly different genitalia between very closely related taxa (Böhme 1988; Arnold 1986a; Lobo 2000; Köhler et al. 2010, 2012).

The genitalia of squamate males consist of a pair of intromittent organs called hemipenes, which were recently proven to be homologous to the other phalluses of amniota (Gredler et al. 2014). The hemipenes are tubular structures that are retracted into the base of the tail when not in use but are everted during copulation. Each hemipenis surface contains a groove, the sulcus spermaticus, through which semen is transported. Hemipenial morphology varies extensively among squamate taxa, from cylindrical tubes to deeply bilobed structures ornamented with caly-

Received 1 September 2017. Accepted 9 February 2018.

**M. Quipildor, A.S. Quinteros, and F. Lobo.** IBIGEO (Instituto Bio y Geociencias del NOA). CONICET–UNSa. 9 de Julio 14. Rosario de Lerma, CP 4405. Salta, Argentina.

**Corresponding author:** Matías Quipildor (email: [amquipildor@gmail.com](mailto:amquipildor@gmail.com)).

Copyright remains with the author(s) or their institution(s). Permission for reuse (free in most cases) can be obtained from [RightsLink](https://www.nrcresearchpress.com/cjz).

ces, papillae, flounces, and spines (Dowling and Savage 1960), and thus has been used extensively for systematic studies on snakes (Dowling and Duellman 1978; Zaher 1999; Myers and Donnelly 2001; Schargel and Castoe 2003; Schargel et al. 2005) and, to a lesser extent, on lizards (Arnold 1983, 1986a; Böhme 1988; Köhler et al. 2012; Nunes et al. 2012; Klaczko et al. 2015).

The first report of hemipenial morphology for *Liolaemus* is a brief description of the hemipenes of *Phymaturus palluma* (Molina, 1782) by Böhme (1988). Structure and variation of male copulatory organs in *Liolaemus* lizards have been reviewed by Ceï (1986, 1993) and Lobo (2000), yet lack detailed descriptions. Ceï (1986, 1993) provided some observations on the hemipenes of *Liolaemus* (14 species), where he pointed out a homogeneous morphology and the almost complete lack of ornamentation, only indicating three species in one of his pictures. Lobo (2000) reported the morphology of 18 species of *Liolaemus* and *Phymaturus dorsimaculatus* (Lobo and Quinteros, 2015) (*Phymaturus* is actually the sister genus of *Liolaemus*), where he described the organ for *Liolaemus chacoensis* (Shreve, 1948) and *Liolaemus chiliensis* (Lesson, 1830) and highlighted the main differences between both subgenera of *Liolaemus* (*Eulaemus* and *Liolaemus sensu stricto*).

The aim of this study is to provide an in-depth report of the hemipenial morphology of 42 species of the genus *Liolaemus*, including subgenera and subclades currently recognized within them. Furthermore, we emphasize the importance of this data set in the phylogeny and taxonomy of *Liolaemus*, thus providing extra validation of previous findings in the literature about the use of hemipenial characters as systematic tools (as in the citations above).

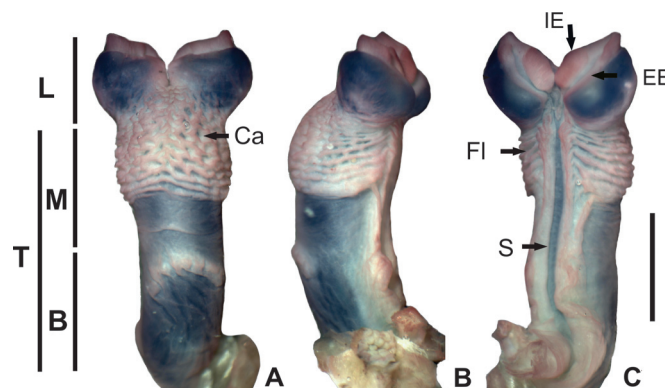
## Materials and methods

All specimens are deposited in the Herpetological Collection of the Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), the Herpetological Collection of the Fundación Miguel Lillo (FML), and the Herpetological Collection of the Universidad Nacional de San Juan (UNSJ). Sample sizes vary from one hemipenis to four hemipenes per species. Small sample sizes are adequate for hemipenial descriptions because intraspecific variation is generally slight, and the variation that may be present often only reflects artifacts of preservation (Arnold 1986a, 1986b; Böhme 1988; Keogh 1999). Details of specimens studied are listed in the Supplementary material.<sup>1</sup>

We study hemipenes from representatives of 30 species of the subgenus *Eulaemus*: *Liolaemus montanus* section (sensu Schulte et al. 2000): *Liolaemus boulengeri* series (17 species); *Liolaemus montanus* series (seven species); and *Liolaemus lineomaculatus* section (six species); and 11 species of the subgenus *Liolaemus sensu stricto*: *Liolaemus elongatus-petrophilus* group (three species); *Liolaemus pictus* group (one species); *Liolaemus alticolor-bibronii* group (seven species). Furthermore, we studied *Ctenoblepharys adspersa* (Tschudi, 1845) and three species of *Phymaturus* (*Phymaturus laurenti* Lobo, Abdala and Valdecantos, 2010; *Phymaturus palluma*; and *Phymaturus patagonicus* Koslowsky, 1898), considered to be an outgroup for phylogenetic and evolutionary interpretations of the anatomical characteristics found in *Liolaemus* (for details, see Supplementary material).<sup>1</sup>

We followed the Zaher and Prudente (2003) protocol for preparing snake organs. One of the hemipenes from each fixed specimen was removed through a small incision at the base of the tail. The removed organ was immersed in a 2% KOH solution for 3–5 min or until it became translucent and flexible. The hemipenis was checked and everted manually using forceps to be sure that the whole hemipenis was completely everted. Once fully everted, the organ was filled with colored vaseline to allow better visualization of ornamentation structures. We obtained digital images of hemipenes in sulcate, asulcate, and lateral view using a camera

**Fig. 1.** General figure of a typical hemipenis of *Liolaemus*. *Liolaemus zullyae* (Ceï and Scolaro, 1996) MCN 1543 shows the general regions used in the description of *Liolaemus*: (A) asulcate face; (B) lateral face; (C) sulcate face. Ca, calyces; L, lobes (apex); M, medial region of the truncus (T); B, base of the truncus; FL, flounce; S, sulcus spermaticus; IE, inner edge; EE, external edge. Scale: 2 mm. Colour version online.



(Olympus DP25) attached to a stereomicroscope. Measurements were taken using a digital caliper (0.02 mm of precision) and an ocular micrometer. Terminology of hemipenial character states follow that of Dowling and Savage (1960), Savage (1997), Zaher (1999), Ziegler and Böhme (1999), and Zaher and Prudente (2003).

We constructed a matrix that included 42 morphological characters taken from hemipenes. Phylogenetic analyses were performed with TNT v.1.5 (Tree analysis using New Technology; Goloboff et al. 2003). We performed an analysis under implied weights (using the methodology proposed by Mirande 2009). Discrete characters were coded according to their variation: binary or multistate. The continuous characters were also coded as such, following the methodology of Goloboff et al. (2006). Node support was measured with bootstrapping, performing 500 replicates. We included 45 terminal taxa: 41 species of *Liolaemus* representing our in-group, and three species of *Phymaturus* and *Ctenoblepharys adspersa* used as the out-group (see Supplementary Tables S1 and S2).<sup>1</sup>

In addition, we optimized the characters in the most recent phylogenetic topology within the family. Because there is no phylogeny for *Liolaemus* that includes all terminal taxa analyzed here, we reconstructed a metatree following Schulte et al. (2000), Espinoza et al. (2004), and Pyron et al. (2013) for the entire genus, Avila et al. (2006) and Abdala (2007) for the *L. boulengeri* series, and Lobo (2001, 2005), Avila et al. (2015), and Quinteros (2013) for the *Liolaemus* subgenus and the groups within.

## Results

A list of character states and descriptions are included in the Supplementary material.<sup>1</sup> Variations of character states of continuous and discrete characters are listed in Supplementary Tables S1 and S2.<sup>1</sup>

### General descriptions of the hemipenes of the groups recovered in our phylogenetic analyses

Hemipenes of *Liolaemus* show two kinds of ornamentations (flounces and calyces), which are located in both sulcate face and asulcate face (Fig. 1). The presence of one (flounces or calyces) does not exclude the presence of the other. Flounces are step-shaped structures, transversal to the hemipenis (Fig. 1). On the other hand, calyces are reticulated structures. Generally, ornamentations are distributed in the upper third of both sulcate and asulcate faces of the hemipenis; although in some cases, they can be

<sup>1</sup>Supplementary materials are available with the article through the journal Web site at <http://nrcresearchpress.com/doi/suppl/10.1139/cjz-2017-0245>.



extended all over the upper half of the organ, or even more. In the proximal region (base of hemipenis), the sulcus spermaticus shows a bag-shaped structure on one or both edges (Figs. 1, 2, and 3). Species belonging to the subgenus *Eulaemus* exhibit the sulcate face of their hemipenis naked or presenting flounces, but never calyces. On the other hand, the asulcate face can have both kinds of ornamentations at the same time (Figs. 1 and 2). Within the *L. lineomaculatus* section of *Eulaemus*, species have more slender hemipenes than species of the *L. montanus* section. The shell-shaped apex shows its thickened inner edge with its elliptical shape. Calyces always are present in the asulcate face, while flounces are observed in some species. The proximal region (base of hemipenis) of the asulcate face shows a thickened area. The asulcate face prominence is absent (Figs. 1 and 2A–2C). Members of the *L. montanus* section show robust hemipenes with a cup-shaped apex. Their asulcate faces have flounces, but never calyces. Their asulcate faces show a conspicuous prominence in the middle region of the truncus, never show a thickened area in the basal region as in the *L. lineomaculatus* section (Figs. 2D–2I). Species belonging to the *L. boulengeri* series of the *L. montanus* section exhibit an asulcate face with a conspicuous prominence in the middle region of the truncus, generally forward pronounced. The asulcate face has smooth flounces, not serrated (Figs. 2D–2F). Members of the *L. montanus* series show an asulcate face with a conspicuous prominence in the middle region of the truncus rounded or upwardly pronounced, never forward pronounced. Flounces of the sulcate and asulcate faces are always serrated (Figs. 2G–2I).

Hemipenes of the subgenus *Liolaemus* sensu stricto present calyces always in the asulcate face and flounces are observed in some species; the distal margin of the apex is elongated, either horn-shaped or rounded. The flounces of the sulcate face are narrow and the edge of the calyces can be smooth or wavy (Fig. 3). Within the subgenus *Liolaemus*, species of the *L. elongatus–petrophilus* group show a shell-shaped apex (different from that described above for *Eulaemus*), hereafter called “shell-shaped 2”. Calyces in this group exhibit smooth edges. Ornamentations of the sulcate face are distributed only in the upper third of the truncus, never reaching the middle line. Flounces may be present in some species (Figs. 3A–3C). The *L. pictus* group, represented here only by *L. coeruleus* (Cei and Ortiz-Zapata, 1983), shows hemipenes with a rounded apex and their calyces are evident on both sulcate and asulcate faces. These calyces are deep with wavy edges (Figs. 3D–3F). Hemipenes of the *L. alticolor–bibronii* group show a horn-shaped apex. The apical lobules are well-developed and the sulcate face has smooth calyces, never flounces (Figs. 3G–3I).

#### A phylogenetic hypothesis built using only the hemipenial characters (Fig. 4)

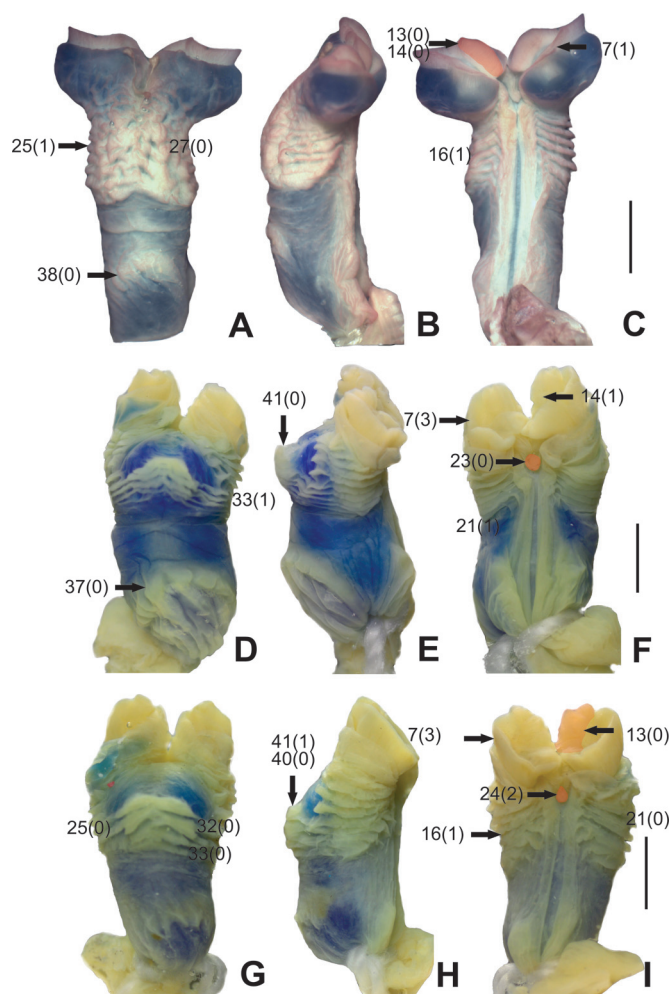
We obtained a tree with a fit of [12,69]. The number(s) in parentheses indicate(s) the character(s) (for more details, see the character list in the Supplementary material).<sup>1</sup>

We recovered the genus *Phymaturus* as monophyletic, supported by the presence of uniform calyces over truncus and lobes of the asulcate face (37).

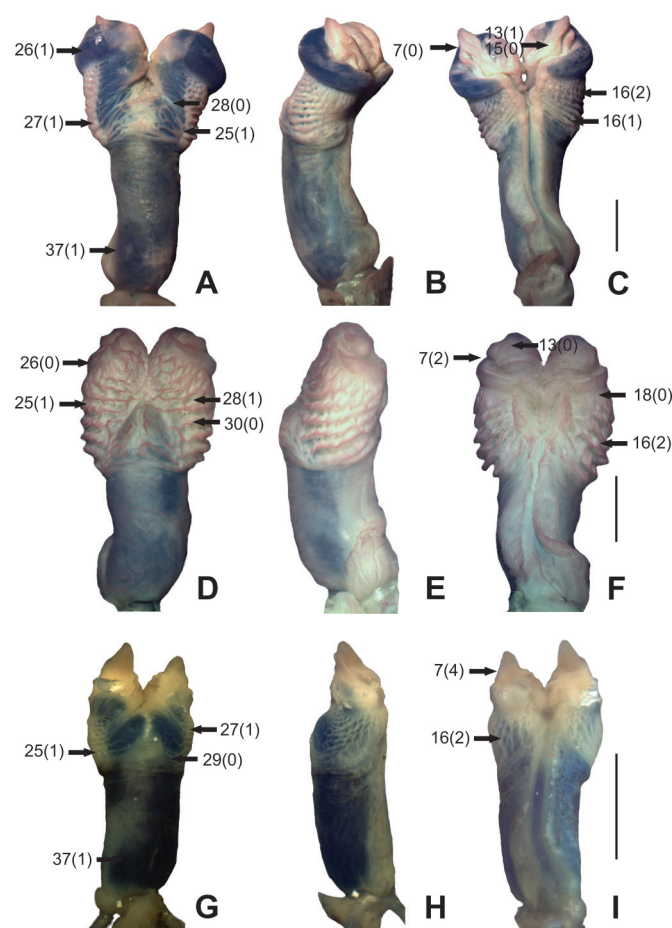
The *Liolaemus* genus is recovered as monophyletic, supported by five synapomorphies: a higher ratio between the length of the hemipenis and the SVL (0), lower ratio between the width of the sulcus spermaticus and the length of the hemipenis (3), lower ratio between the width of the proximal region and the middle region with respect to hemipenis length (4 and 5), and the hemipenis of *Liolaemus* is more tubular than the hemipenes of *Ctenoblepharys* and *Phymaturus* (10).

The subgenus *Liolaemus* sensu stricto is recovered as monophyletic, supported by four synapomorphies: a lower ratio between the width of the proximal region and the middle region with respect to hemipenis length (4 and 5), calyces of the sulcate face occupy the region between the lobules (26), and calyces are not

**Fig. 2.** Hemipenis of species representatives of *Eulaemus* subgenus. The pictures show the asulcate lateral and sulcate faces and the numbers correspond to hemipenial characters, followed by their states in parentheses (see below). (A–C) *L. kingii* (Bell, 1843) (MCN 1546) represents the *L. lineomaculatus* section; (D–F) *L. irregularis* (Laurent, 1986) (MCN 3429) represents the *L. boulengeri* series of the *L. montanus* section. (G–I) *L. multicolor* (Koslowky, 1898) (IBIGEO 5253) represents the *L. montanus* series of the *L. montanus* section. In C, the elliptical shape of the inner edge of the apex is indicated in red. In F, the rounded shape of the small asulcate face prominence at the bifurcation of the sulcus spermaticus is present and marked in red. In I, the oval shape of the small asulcate face prominence at the bifurcation of the sulcus spermaticus and the inner edge of the thickened apex are indicated in red. Characters: 7, apex shape (1, shell-shaped; 2, cup-shaped); 13, inner edge of the apex (0, thickened; 1, not thickened); 14, shape of inner edge of apex (0, elliptical; 1, not elliptical); 16, ornamentations over sulcate face (1, flounces); 21, sulcate face with flounces (0, serrate; 1, smooth); 23, small bulge at the bifurcation of the sulcus spermaticus (0, present); 24, shape of the small bulge at the bifurcation of the sulcus spermaticus (0, rounded; 2, oval); 25, ornamentations on the asulcate face (0, flounces; 1, calyces); 27, calyces of the asulcate face (0, uniform); 32, flounces of the asulcate face (0, serrated); 33, flounces of the asulcate face (0, thick; 1, thin); 37, proximal region of the asulcate face (0, rough; 1, smooth); 38, proximal region of the asulcate face shows a thickened area (0, present); 40, asulcate face shows a conspicuous prominence in the middle region (0, present); 41, shape of the asulcate face prominence (0, curved toward the apex; 1, rounded). For details, see the character list in the Supplementary material.<sup>1</sup> Scale: 2 mm. Colour version online.



**Fig. 3.** Hemipenis of representatives of *Liolaemus* sensu stricto subgenus. The pictures show the asulcate lateral and sulcate faces and the numbers correspond to hemipenial characters, followed by their states in parentheses (see below). (A–C) *L. ceii* (Donoso-Barros, 1971) (MCN 3744) represents the *L. elongatus* group; (D–F) *L. coeruleus* (Cei and Ortiz-Zapata, 1983) (MCN 3794) represents the *L. pictus* group; (G–I) *L. yanalco* (Martinez-Oliver and Lobo, 2002) (MCN 3409) represents the *L. alticolor–bibronii* group. Characters: 7, apex shape (0, shell-shaped; 2, round-shaped; 4, horn-shaped); 13, inner edge of the apex (0, thickened; 1, not thickened); 15, inner edge of the apex (0, elongated); 16, ornamentations over sulcate face (1, flounces; 2, calyces); 18, distribution of calyces in the sulcate face (0, over the lobes); 25, ornamentations on the asulcate face (1, calyces); 26, distribution of calyces on the asulcate face (0, on the lobes of the apex; 1, never on the lobes); 27, calyces of the asulcate face (1, not uniform); 28, calyces of the asulcate face (0, superficial; 1, deep); 29, calyces of the asulcate face (0, thin); char 30, calyces of the asulcate face (0, wavy); 37, proximal region of the asulcate face (1, smooth). For details, see the character list in the Supplementary material.<sup>1</sup> Scale: 2 mm. Colour version online.



uniform (27). Species of the *L. elongatus–petrophilus* group are recovered basal inside the subgenus *Liolaemus*, but not forming a monophyletic group. The *L. alticolor–bibronii* group is recovered as monophyletic, supported by two synapomorphies: apex showing horn-shaped ornamentations (7) and well-developed lobules (11).

The *Eulaemus* subgenus is recovered as monophyletic, supported by two synapomorphies: flounces always present in the asulcate face (16) and 6–8 flounces in the sulcate face (22). The *L. lineomaculatus* section is recovered as monophyletic, supported by three synapomorphies: higher ratio between the distance where the sulcus spermaticus bifurcate and the hemipenis length

(2), the internal edge of the apex is elliptical (14), and the basal region of the truncus of the asulcate face is thickened (38). The *L. montanus* section is recovered as monophyletic, supported by five synapomorphies: small bulge at the bifurcation of the sulcus spermaticus (23), only flounces shown on the asulcate face (25), two flounces over lobules (34), five discontinuous flounces in the asulcate face of the truncus (35), and the asulcate face shows a conspicuous prominence in the middle region of the truncus (40). The *L. boulengeri* series is paraphyletic, recovered within the species members of the *L. montanus* series. The *L. montanus* series is recovered as monophyletic, nested within the *L. boulengeri* series. It is supported by two synapomorphies: poorly developed and joined lobules (11 and 12).

### Hemipenial character optimization on the known interspecific phylogenetic metatree (Fig. 5)

Hemipenes were plotted on a metatree, constructed based on the most recent phylogenetic hypotheses for the *Liolaemus* genus. Relationships of terminal taxa studied here are shown in Fig. 5. The number(s) in parentheses indicate(s) character(s) (see the character list in the Supplementary material).<sup>1</sup>

The genus *Phymaturus* is supported by the presence of globular hemipenes, showing exclusively uniform and symmetric calyces over truncus and apex of the sulcate and asulcate faces (37).

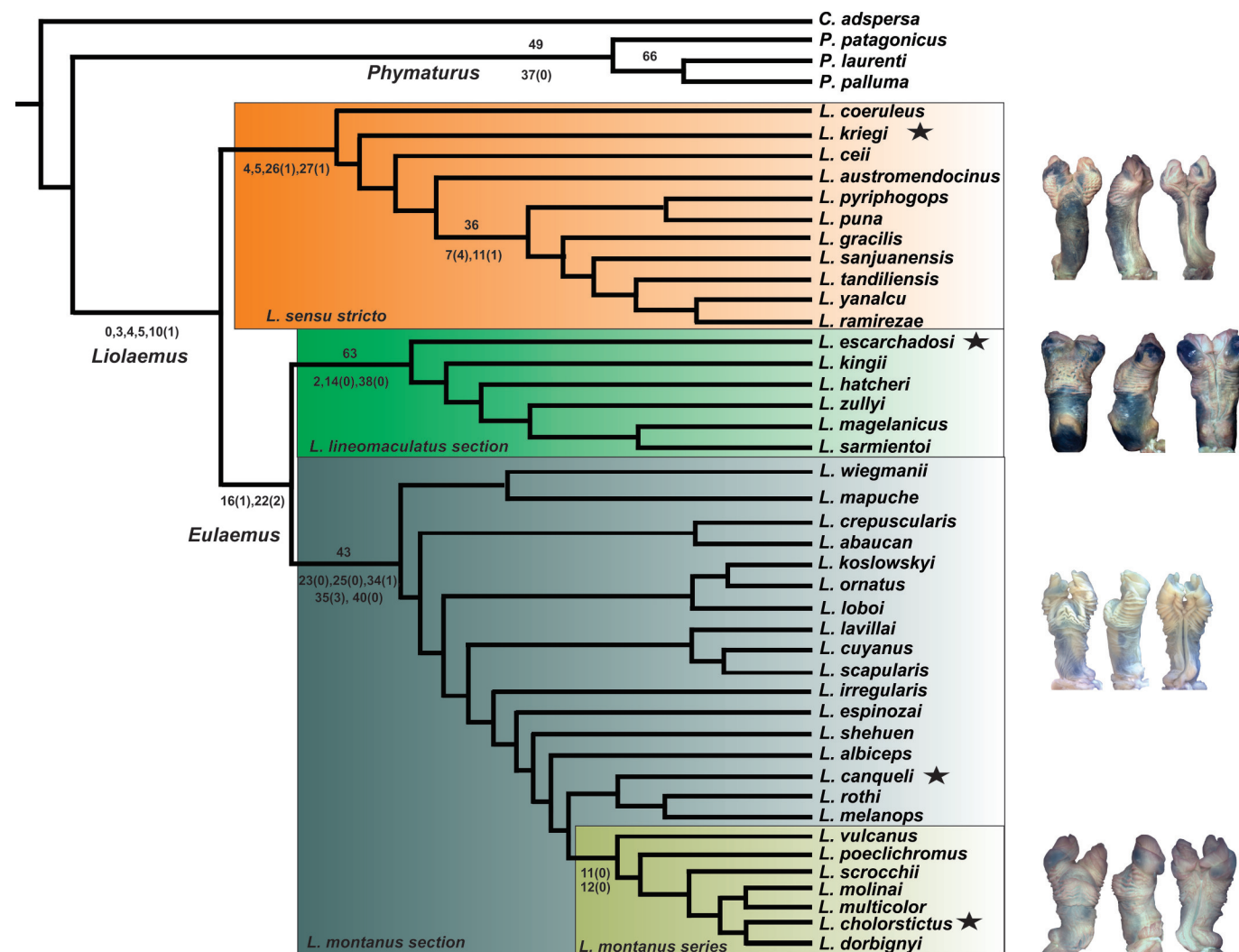
The genus *Liolaemus* is supported by the ratio between hemipenis length and SVL (0), lower ratio between the width of the sulcus spermaticus and hemipenis length (3), lower ratio between the width of the middle proximal region and middle distal region and hemipenis length (4 and 5), and the tubular shape of the hemipenis (10).

The subgenus *Liolaemus* sensu stricto is supported by the distribution of the calyces on the sulcate face, the calyces never reaching the lobules (26), the presence of non-uniform calyces (27), and the middle region of the truncus of the asulcate face shows a thickened area (39). The *L. alticolor–bibronii* group is supported by the lower ratio between the width of the apex and the hemipenis length (6) and the presence of developed apical lobules (11). The *L. elongatus–petrophilus* group is supported by the presence of 4–5 flounces on the truncus of the asulcate face (22). The *L. pictus* group is supported by the higher ratio between hemipenis length and SVL (0), lower ratio between the width of the middle and proximal region of truncus and the hemipenis length (4 and 5), the presence of a rounded apex (7), the presence of deep flounces on the truncus of the sulcate face (20), and the calyces of the sulcate face are thick with wavy edges (29 and 30).

The *Eulaemus* subgenus is supported by the presence of flounces exclusively on the truncus of the asulcate face (16). The *L. lineomaculatus* section is supported by the elliptical shape of the internal edge of the apex (14), deep flounces on the sulcate face (20), and the presence of a thick area in the proximal region of the truncus of the asulcate face (38). The *L. montanus* section is supported by the presence of a small asulcate face prominence in the bifurcation of the sulcus spermaticus (23) and the presence of an asulcate face prominence on the truncus of the asulcate face (40). Within the *L. montanus* section, the *L. montanus* series is supported by the lower ratio between the sulcus spermaticus length and the hemipenis length (1), the lower ratio between the distance where the sulcus spermaticus bifurcation begins and hemipenis length (2), the presence of serrate flounces on the proximal region of the truncus of the asulcate face (32), thick flounces on truncus of the asulcate face (33), and a rough proximal region (base of truncus) on the asulcate face (37). The *L. boulengeri* series has no synapomorphies. Within the *L. boulengeri* series, the *L. melanops* group is supported by the lower ratio between the width of distal region of the truncus and the hemipenis length (6). Within the *L. melanops* group, the *L. telsen* group shows a higher ratio between the hemipenis length and SVL (0) and a rough proximal region of the truncus of the asulcate face (37). Within the *L. melanops* group, the



**Fig. 4.** Tree of the most parsimonious recovered with the hemipenial character set. The top number of the branch corresponds to bootstraps support and the number below the branch corresponds to hemipenial characters, followed by their states in parentheses (for details, see the character list in the Supplementary material).<sup>1</sup> The star indicates the corresponding species that bears the hemipenis represented by the figure. Colour version online.



*L. goetschi* group is supported by the higher ratio between distance where the sulcus spermaticus bifurcation begins and the hemipenis length (2) and developed apical lobules (11). The *L. goetschi* group is formed by two clades: (i) the *L. cuyanus* clade supported by the lower ratio between the hemipenis length and SVL (0), higher ratio between the length and width of the sulcus spermaticus and hemipenis length (1 and 3), the presence of 4–5 flounces on the truncus of the sulcate face (22), and 1–2 continuous flounces on truncus of the asulcate face (36); and (ii) the *L. fitzingerii* clade supported by thick flounces on the truncus of the sulcate face (19), deep flounces on the truncus of the sulcate face (20), flounces on the truncus of the asulcate face are fleshy (33), and the presence of 3 flounces on the lobules of the asulcate face (34). The *P. laurenti* group has no synapomorphies, but we recovered synapomorphies of a group within it. The *L. wiegmanni* group is supported by 1–2 continuous flounces on the truncus of the asulcate face (36). The *L. darwini* clade has no synapomorphies, but some subclades have. The *L. ornatus* clade is supported by the lower ratio between the hemipenis length and the SVL (0).

#### Importance of the hemipenial morphology in the diagnoses of species

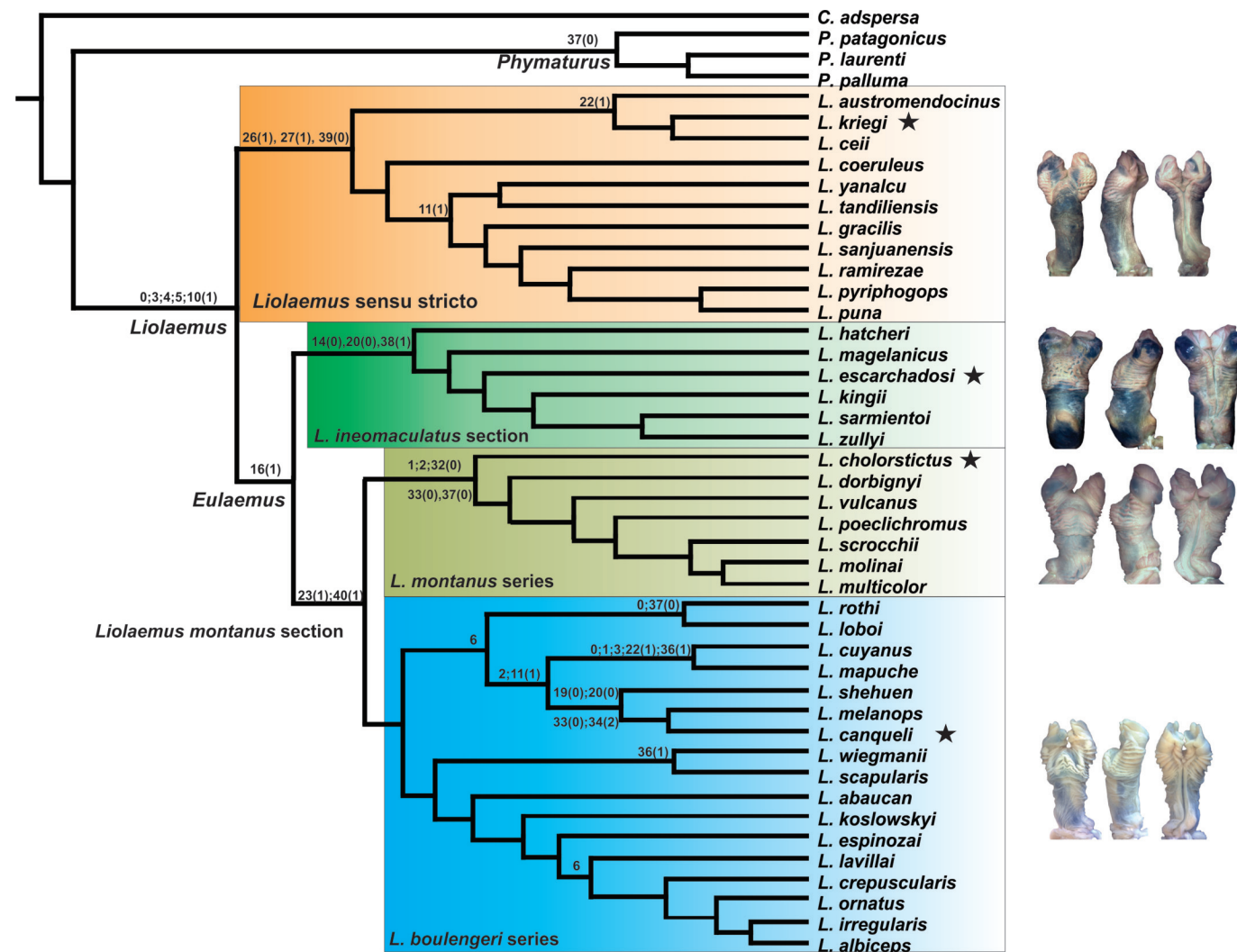
We compared phylogenetically close species with the aim to elucidate the role of hemipenial morphology as taxonomic char-

acters. We made comparisons between sets of species from both subgenera of *Liolaemus*: *L. albiceps* Lobo and Laurent, 1995 vs. *L. irregularis* Laurent, 1986; *L. ornatus* (Koslowsky, 1898), *L. crepuscularis* (Abdala and Diaz-Gomez, 2006), and *L. lavillai* (Abdala and Lobo, 2006); *L. multicolor* (Koslowsky, 1898), *L. molinae* (Valladares et al. 2012), and *L. poecilochromus* (Laurent, 1986); *L. vulcanus* (Quinteros and Abdala, 2011) vs. *L. dorbignyi* (Koslowsky, 1898) (from *Eulaemus*); *L. puna* (Lobo and Espinoza, 2004) vs. *L. pyriphlogos* (Quinteros, 2012), and *L. gracilis* (Bell, 1843) vs. *L. tandiliensis* Vega, Bellagamba and Lobo, 2008 (subgenus *Liolaemus*).

#### *Liolaemus albiceps* vs. *L. irregularis* (Supplementary Fig. S1)<sup>1</sup>

The differences are that *L. albiceps* shows a higher ratio between the distance where the sulcus spermaticus bifurcation begins and the hemipenis length and a higher ratio between the middle and distal region width of the truncus and the hemipenis length. These last character states made the hemipenis of *L. albiceps* more robust than that of *L. irregularis*. Moreover, the apex lobules are more developed in *L. albiceps*. The flounces are thick in *L. albiceps*, yet superficial in *L. irregularis*. Flounces on the truncus of the asulcate face are serrated in *L. albiceps* but smooth in *L. irregularis*. The hemipenes of *L. irregularis* are smaller than those of *L. albiceps* (ratio between the length of hemipenis and SVL is 0.09 vs. 0.06,

**Fig. 5.** Metatree constructed based on the most recent phylogenies of the reconstructed Liolaemidae family. The numbers correspond to hemipenial characters, followed by their states in parentheses (for details, see the character list in the Supplementary material).<sup>1</sup> The star indicates the corresponding species that bears the hemipenis represented by the figure. Colour version online.



respectively). The truncus of the sulcate face of the hemipenes of *L. irregularis* shows 4–5 flounces, whereas there are 6–8 in *L. albiceps*.

#### ***Liolaemus crepuscularis*, *L. lavillai*, and *L. ornatus* (Supplementary Fig. S2)<sup>1</sup>**

The difference is that *L. lavillai* and *L. crepuscularis* show 6–8 flounces on the truncus of the sulcate face, whereas *L. ornatus* shows 9–10. The small asulcate face prominence located on the bifurcation of the sulcus spermaticus is rounded in *L. ornatus* and *L. lavillai*, yet triangular in *L. crepuscularis*. There are four non-continuous flounces on the truncus of the asulcate face in *L. lavillai*, five in *L. crepuscularis*, and six in *L. ornatus*. There are 3–4 flounces on the truncus of the asulcate face in *L. crepuscularis* and *L. lavillai*, whereas in *L. ornatus*, there are 5. The proximal region (base of the hemipenis) of the asulcate face is smooth in *L. lavillai* and *L. crepuscularis*, yet rugose in *L. ornatus*.

#### ***Liolaemus molinai*, *L. multicolor*, and *L. poecilochromus* (Supplementary Fig. S3)<sup>1</sup>**

The apical lobules are joined in *L. poecilochromus* and *L. molinai*, whereas in *L. multicolor*, they are separated. In *L. molinai*, ornamentations of the sulcate face do not reach the middle line of the truncus of the hemipenis, whereas in *L. multicolor* and *L. poecilochromus*, they go beyond the middle line. The presence of serrated flounces on the

truncus of the asulcate face distinguishes *L. molinai* and *L. multicolor* from *L. poecilochromus* (which has smooth flounces). The number of flounces on the truncus of the asulcate face is 1–2 in *L. molinai*, 3–4 in *L. poecilochromus*, and 5 in *L. multicolor*.

#### ***Liolaemus vulcanus* vs. *L. dorbignyi* (Supplementary Fig. S4)<sup>1</sup>**

Flounces on the truncus of the sulcate face are deep in *L. vulcanus*, yet superficial in *L. dorbignyi*. The small asulcate face prominence on the bifurcation of the sulcus spermaticus is oval in *L. vulcanus*, but triangular in *L. dorbignyi*. Moreover, *L. vulcanus* shows 5 discontinuous and 3 continuous flounces on the truncus of the asulcate face, but 3 and 5, respectively, are shown in *L. dorbignyi*. Furthermore, *L. vulcanus* has 8 flounces on the truncus of the sulcate face, yet there are 6 in *L. dorbignyi*.

#### ***Liolaemus puna* vs. *L. pyriphlogos***

The ratio between the width of middle and distal regions of the truncus and the hemipenis length is higher in *L. puna* than in *L. pyriphlogos*. Based on this character, we can conclude that the general shape of the hemipenis in *L. puna* is more robust than in *L. pyriphlogos*. Ornamentations of the hemipenis in *L. pyriphlogos* are distributed in the upper third of the truncus, whereas in *L. puna*, they reach the middle line of the truncus.

### *Liolaemus gracilis* vs. *L. tandiliensis* (Supplementary Fig. S5)<sup>1</sup>

These species differ in the ratio between the sulcus spermaticus length and hemipenis length, with *L. gracilis* showing a lower ratio. In addition, the ratio between the width of the proximal region of the truncus and the hemipenis length is higher in *L. gracilis*. Furthermore, *L. gracilis* can exhibit calyces and flounces on the truncus of the sulcate face, whereas *L. tandiliensis* only exhibits calyces. The number of calyces on the truncus of the asulcate face is 1–2 in *L. gracilis* but 3–4 in *L. tandiliensis*.

## Discussion

### Hemipenis morphology

Cei (1986) studied the hemipenes of *L. fitzingerii* and *Vilcunia silvanae* (*L. silvanae* (Donoso-Barros and Cei, 1971)), and Cei (1993) mentioned having studied the hemipenes of 14 species, yet only showed the hemipenes of *L. bibronii* (Bell, 1843), *L. irregularis*, and *L. salinicola* (Laurent, 1986), in which he argued the lack of ornamentation in all of the species studied. In this study, all of the hemipenes showed some ornamentation. We agree with Lobo (2000) in that the observations of Cei (1986, 1993) were probably due to insufficient eversion.

Lobo (2000) studied several representatives of the *Liolaemus* subgenus: *L. bibronii* (Bell, 1843), *L. buergeri* Werner, 1907, *L. cecilii* Donoso-Barros, 1971, *L. kriegi* L. Müller and Hellmich, 1939, *L. lemniscatus* Gravenhorst, 1838, *L. neuquensis* L. Müller and Hellmich, 1939, *L. pictus argentinus* Müller and Hellmich, 1939, and *L. tenuis* (A.M.C. Duméril and Bibron, 1837). He described the hemipenis of *L. chiliensis* in detail, noting the presence of calyces and flounces on the truncus of the sulcate face. Our results were consistent with his in that all specimens of the *Liolaemus* subgenus studied have calyces on the truncus of the sulcate face, even though they can also exhibit some flounces. Lobo (2000) mentioned that in both *L. chiliensis* and *L. robertmertensi* Hellmich, 1964, the calyces region goes beyond the middle region of the truncus. These species are closely related to the *L. alticolor–bibronii* group in which the calyces reach the middle region of truncus. In our study, it was the members of the *Eulaemus* subgenus in which the calyces region went beyond the middle region of the hemipenis.

For the *Eulaemus* subgenus, Lobo (2000) described the hemipenis of *L. chacoensis* in detail, mentioning that the truncus of the sulcate face shows only flounces. In our study, all of the specimens of the *Eulaemus* subgenus have flounces, but never show calyces.

### Phylogenetic considerations

The obtained phylogeny, based exclusively on hemipenial morphology, recovered the main groups (until series level) recognized within *Liolaemus* as monophyletic; however, the relationships in the lower level were not recovered (Fig. 4). Our topology recovered the *L. elongatus–petrophilus* group as paraphyletic. The location of *L. coerulesus* as basal to the *L. elongatus–petrophilus* species plus the *L. alticolor–bibronii* group species is inconsistent with other proposed phylogenies (Schulte et al. 2000; Lobo 2001, 2005; Lobo and Abdala 2002; Morando et al. 2007; Schulte 2013; Pyron et al. 2013). The monophyly of the *L. alticolor–bibronii* group recovered here is consistent with previous studies (Lobo 2001, 2005; Morando et al. 2007; Pyron et al. 2013; Quinteros 2013; Schulte 2013).

The *Eulaemus* subgenus is recovered as monophyletic formed by the *L. lineomaculatus* section and the *L. montanus* section and is consistent with previous proposals (Schulte et al. 2000; Lobo et al. 2010; Pyron et al. 2013; Schulte 2013; Abdala and Quinteros 2014). Within the *L. montanus* section, the *L. boulengeri* series is recovered as paraphyletic, with some species more related to the *L. montanus* series nested within. This result is inconsistent with most of the previous proposals (Schulte et al. 2000; Lobo et al. 2010; Pyron et al. 2013; Schulte 2013; Abdala and Quinteros 2014) but agrees with a result found by Olave et al. (2014), who recovered the *L. montanus* series (represented by seven species) nested within the

*L. boulengeri* series. The result of Olave et al. (2014) was based on two mitochondrial markers and several nuclear markers for 188 terminals (representing 70 species and several candidate species).

Optimization of hemipenial characters in the metatree constructed shows many synapomorphies of the groups below the series level (Fig. 5). This result emphasizes the taxonomic and phylogenetic importance of this data set in the phylogenetic reconstructions, which could be added to other more traditional characters used (lepidosis, coloration, skeleton, and molecular) and helps to reconstruct the evolutionary history of the group.

In Etheridge (1995), *L. chacoensis* was included in the *L. chiliensis* group (actual subgenus *Liolaemus*); in Lobo (2000), its hemipenes were described as sharing the morphology of the Argentine group (current subgenus *Eulaemus*). In this study, we found its morphology almost identical to that of *L. koslowskyi*; this fact is coherent with the last phylogenetic studies (Avila et al. 2006; Abdala 2007), which found *L. chacoensis* nested within the *L. darwini* group.

### Significance of hemipenial morphology for discriminating closely related species

The significance of the hemipenial morphology in systematics has been highlighted by other researchers such as those who have studied the genus *Anolis*. Köhler et al. (2007), Köhler and Smith (2008), Köhler and Sunyer (2008), Köhler (2009), Köhler et al. (2012), Köhler et al. (2010), and D'Angiolella et al. (2016) described many new species, adding hemipenial morphology to their formal descriptions. They emphasized the importance of this morphology in discriminating closely related and (or) cryptic species. They found differences in ornamentation (bilobed or unilobed; presence of calyces and (or) flounces), sulcus spermaticus, and size and shape (bifurcate or not, large hemipenial, or smaller and thinner, etc.) among closely related taxa, similar to the way in which we describe the *Liolaemus* species in this study.

We chose a series of sister taxa (found in published phylogenetic analyses) for our comparisons, because out of the whole morphology studied, only a few characters were used for their discrimination, mostly pattern color and continuous overlapping scale counting: *L. multicolor* vs. *L. poecilochromus* in Laurent (1986); *L. albiceps* vs. *L. irregularis* in Lobo and Laurent (1995); *L. multicolor* vs. *L. molinae* in Valladares et al. (2002); *L. ornatus* vs. *L. crepuscularis* in Abdala and Díaz Gómez (2006); *L. ornatus* vs. *L. lavillai* in Abdala and Lobo (2006); *L. gracilis* vs. *L. tandiliensis* in Vega et al. (2008); *L. vulcanus* vs. *L. dorbignyi* in Quinteros and Abdala (2011); and *L. puna* vs. *L. pyrrhologos* in Quinteros (2012). Most of these taxa do not have DNA sequences available, and it is not possible to estimate genetic distances at this time. For example, in their distribution, *L. albiceps* and *L. irregularis* show a slender contact zone; furthermore, the ecological requirements are very similar, a fact that makes it interesting to analyze and evaluate their taxonomic status and potential mechanisms of reproductive isolation or (and) speciation. Nevertheless, we can diagnose this pair of species (and the other pairs) based on hemipenial morphology. Our observations indicate that the number of differences that facilitate the discrimination between these two species is equivalent to the number found between a pair of species that are not sister taxa (within the genus). This pair of species corresponds to a particular case, because their distributions show overlap. On the other hand, the other pairs (or set) of species that we take into account do not show a contact zone or overlapping area in their distribution. Differences in their hemipenial morphology are not as numerous as those found for *L. albiceps* and *L. irregularis*.

Klaczko et al. (2015) revealed that hemipenial morphology evolves faster than other morphological characters. Their analysis was restricted to a few characters, including measurements related to size and shape: hemipenis length, apical and medial widths. Contrasting their evolutionary change with other restricted sets of morphological characters (thighs, shank and



dewlap size), they found that both sets of characters show phylogenetic structure. Be that as it may, their observations are restricted to this sole comparison, because the comparison of evolutionary rates of hemipenial characters can be made with the whole morphology known today (see Poe 2004, who showed 91 morphological characters); furthermore, conclusions can also change in cases where we include all hemipenial characters in the analysis, not only three measurements (for example, those related to ornamentation, sulcus spermaticus, etc.). Unfortunately, we realize that it can be very difficult to study the hemipenial morphology in such a diverse genus such as *Anolis* due to its optimization in trees and test evolutionary rates. Furthermore, knowing only evolutionary rates of hemipenial traits does not provide enough evidence to hypothesize the role of this morphology in the evolution and diversification of the group. Genital morphology involves much more variation than that reported in evolutionary or phylogenetic analyses; in the case of *Anolis*, Poe (2004) did not include any hemipenial character, and in our case, the analysis of the *Phymaturus palluma* group by Lobo et al. (2016) included only one character. Data on hemipenial morphology suggests much more variation and room for exploration; many more comparative studies of these genera are needed to better understand the evolution of this morphology and its significance in their diversification.

## Acknowledgements

We thank two anonymous referees for very useful suggestions. The senior author thanks F. Arias for his guidance with new techniques in hemipenis preparation. We thank D. Slodki for helping us with and letting us use the reptile collection deposited at IBIGEO. We also thank C. Abdala, T. Hibbard, M. Paz, S. Portelli, L. Fernandez, S. Ruiz, M. Ruiz Monachesi, A. Paz, and S. Valdecantos for helping us in the field and with lab work. This study was supported by grants from CONICET Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas of Argentina (PIP 2841,0303) (F.L.) and CIUNSA Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta, Argentina (S.Q. and F.L.).

## References

- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, Liolaemus) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa*, **1538**: 1–84.
- Abdala, C.S., and Diaz Gómez, J.M. 2006. A new species of the *Liolaemus darwini* group (Iguania: Liolaemidae) from Catamarca Province, Argentina. *Zootaxa*, **1317**: 21–33.
- Abdala, C.S., and Lobo, F. 2006. Nueva especie del grupo de *Liolaemus darwini* (Iguania: Liolaemidae) del Noroeste de Argentina. *Cuad. Herpetol.* **19**(2): 3–18.
- Abdala, C.S., and Quinteros, S. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuad. Herpetol.* **28**(2): 55–82.
- Arnold, E.N. 1983. Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.* **44**: 291–339.
- Arnold, E.N. 1986a. Why copulatory organs provide so many useful taxonomic characters: the origin and maintenance of hemipenial differences in lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **29**: 263–281. doi:10.1111/j.1095-8312.1986.tb00279.x.
- Arnold, E.N. 1986b. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications. *J. Nat. Hist.* **20**: 1221–1257. doi:10.1080/00222938600770811.
- Avila, L.J., Morando, M., and Sites, J.W., Jr. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biol. J. Linn. Soc.* **89**: 241–275. doi:10.1111/j.1095-8312.2006.00666.x.
- Avila, L.J., Medina, C.D., Perez, C.H.F., Sites, J.W., Jr., and Morando, M. 2015. Molecular phylogenetic relationships of the lizard clade *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemini) with the description of a new species from an isolated volcanic peak in northern Patagonia. *Zootaxa*, **3947**: 67–84. doi:10.11646/zootaxa.3947.1.4. PMID:25947719.
- Böhme, W. 1988. Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. *Bonner Zool. Monogr.* **27**: 1–176.
- Cei, J. 1986. Reptiles del centro. Centro-oeste y sur de la Argentina. Museo regionale di Scienze naturali, Torino, Italy, **14**: 527.
- Cei, J. 1993. Reptiles del noroeste. Nordeste y este de la Argentina. Museo regionale di Scienze naturali, Torino, Italy, **14**: 949.
- D'Angiolella, A.B., Klaczko, J., Rodrigues, M.T., and Avila-Pires, T.C.S. 2016. Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Dactyloidae). *Can. J. Zool.* **94**(4): 251–256. doi:10.1139/cjz-2015-0194.
- Dowling, H., and Duellman, W.E. 1978. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. *Herpetological Information Search System*, New York.
- Dowling, H., and Savage, J. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, **45**: 17–28.
- Espinoza, R.E., Wiens, J.J., and Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **101**: 16819–16824. doi:10.1073/pnas.0401226101. PMID:15550549.
- Etheridge, R.E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Am. Mus. Novit.* No. 3142, pp. 1–34.
- Fitzpatrick, J.L., Kempster, R.M., Daly-Engel, T.S., Collin, S.P., and Evans, J.P. 2012. Assessing the potential for post-copulatory sexual selection in elasmobranchs. *J. Fish Biol.* **80**: 1141–1158. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03256.x. PMID:22497376.
- Goloboff, P.A., Farris, J., and Nixon, K. 2003. TNT: Tree Analysis Using New Technology. Version 1.5 2008. Program and documentation available from the authors and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny).
- Goloboff, P.A., Mattoni, C.L., and Quinteros, A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, **22**: 589–601. doi:10.1111/j.1096-0031.2006.00122.x.
- Gordon, M., and Roses, D.E. 1951. Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of xiphophorin fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **95**: 409–464.
- Gredler, M.L., Larkins, C.E., Leal, F., Lewis, A., Herrera, A.M., Perriton, C.L., Sanger, T.J., and Cohn, M.J. 2014. Evolution of external genitalia: insights from reptilian development. *Sex. Dev.* **8**: 311–326. doi:10.1159/000365771. PMID:25115961.
- Hamilton, W.J. 1946. A study of the baculum in some North American microtinae. *J. Mammal.* **27**: 378–387. doi:10.2307/1375346. PMID:20247536.
- Higgins, L. 1975. The classification of European butterflies. Collins, London.
- Jeannel, R. 1955. L'Edeage, initiation aux recherches sur la systematique des coleopteres. *Publ. Mus. Natl. Hist. Nat.* **16**: 1–55.
- Keogh, J.S. 1999. Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* **125**: 239–278. doi:10.1111/j.1096-3642.1999.tb00592.x.
- Klaczko, J., Ingram, T., and Losos, J. 2015. Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. *J. Zool. (Lond.)*, **295**: 44–48. doi:10.1111/jzo.12178.
- Köhler, G. 1999. New species of *Anolis* formerly referred to as *Anolis altae* from Monteverde, Costa Rica (Squamata: Polychrotidae). *J. Herpetol.* **43**(1): 11–20. doi:10.1670/07-180R2.1.
- Köhler, G., and Smith, E.N. 2008. A new species of anole of the *Norops schiedei* group from western Guatemala (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica*, **64**(2): 216–223. doi:10.1655/07-004.1.
- Köhler, G., and Sunyer, J. 2008. Two new species of anoles formerly referred to as *Anolis limifrons* (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica*, **64**(1): 92–108. doi:10.1655/07-027.1.
- Köhler, G., Ponce, M., Sunyer, J., and Batista, A. 2007. Four new species of anoles (genus *Anolis*) from the Serranía de Tabasará, west-central Panama (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica*, **63**(3): 375–391. doi:10.1655/0018-0831(2007)63[375:FNSOAG]2.0.CO;2.
- Köhler, G., Dehling, D.M., and Köhler, J. 2010. Cryptic species and hybridization in the *Anolis polyplepis* complex, with the description of a new species from the Osa Peninsula, Costa Rica (Squamata: Polychrotidae). *Zootaxa*, **2718**: 23–38.
- Köhler, J., Hahn, M., and Köhler, G. 2012. Divergent evolution of hemipenial morphology in two cryptic species of mainland anoles related to *Anolis polyplepis*. *Salamandra*, **48**: 1–11.
- Laurent, R.F. 1986. Descripciones de nuevos Iguanidae del género *Liolaemus*. *Acta Zool. Lilloana*, **38**: 85–105.
- Lobo, F. 2000. La ornamentación de los hemipenes en *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae). *Cuad. Herpetol.* **14**(2): 145–151.
- Lobo, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropiduridae). *Herpetol. J.* **11**(4): 137–150.
- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo chilensis (Iguania: Liolaemidae): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zool. Lilloana*, **49**: 65–87.
- Lobo, F., and Abdala, C. 2002. La información cladística de un set de datos morfológicos en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuad. Herpetol.* **16**: 137–150.
- Lobo, F., and Laurent, R.F. 1995. Un nouveau *Liolaemus* andin (Tropiduridae). *Rev. Fr. Aquariol. Herpetol.* **22**: 107–116.
- Lobo, F., Espinoza, R.E., and Quinteros, A.S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa*, **2549**: 1–30.
- Lobo, F., Barrasso, D., Hibbard, T., and Basso, N. 2016. On the evolution and diversification of an Andean clade of reptiles: combining morphology and DNA sequences of the *palluma* group (Liolaemidae: Phymaturus). *Zool. J. Linn. Soc.* **176**(3): 648–673. doi:10.1111/zooj.12335.
- Maduwaige, K., Meegaskumbura, M., Silva, M., and Pethiyagoda, R. 2008. Phylo-

- genetic implications of hemipenial morphology in Sri Lankan agamid lizards. *Curr. Sci.* **95**: 838–840.
- Mirande, J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, **25**: 574–613. doi:10.1111/j.1096-0031.2009.00262.x.
- Morando, M., Avila, L.J., Turner, C.R., and Sites, J.W. 2007. Molecular evidence for a species complex in the Patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Mol. Phylogenet. Evol.* **43**: 952–973. doi:10.1016/j.ympev.2006.09.012. PMID: 17116410.
- Myers, C.W., and Donnelly, M.A. 2001. Herpetofauna of the Yutaje-Corocoro Massif, Venezuela: second report from the Robert G. Goelet American Museum-Terramar Expedition to the northwestern tepuis. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **261**: 1–85. doi:10.1206/0003-0090(2001)261<0001:HOTYCM>2.0.CO;2.
- Nunes, P.M.S., Fouquet, A., Curcio, F.F., Kok, P.J.R., and Rodrigues, M.T. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zool. J. Linn. Soc.* **166**: 361–376. doi:10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x.
- Olave, M., Avila, L.J., Sites, J.W., and Morando, M. 2014. Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (Liolaemini, *Liolaemus*). *Zool. Script.* **43**(4): 323–337. doi:10.1111/zsc.12053.
- Poe, S. 2004. Phylogeny of anoles. *Herpetol. Monogr.* **18**: 37–89. doi:10.1655/0733-1347(2004)018[0037:POA]2.0.CO;2.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., and Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* **13**: 93. doi:10.1186/1471-2148-13-93. PMID:23627680.
- Quinteros, A.S. 2012. Taxonomy of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae), with descriptions of two new species. *Herpetologica*, **68**: 100–120. doi:10.1655/HERPETOLOGICA-D-10-00065.1.
- Quinteros, A.S. 2013. A morphology-based phylogeny of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa*, **3670**(1): 1–32. PMID:26438918.
- Quinteros, A.S., and Abdala, C. 2011. A new species of *Liolaemus* of the *Liolaemus montanus* section (Iguania: Liolaemidae) from northwestern Argentina. *Zootaxa*, **2789**: 35–48.
- Savage, J.M. 1997. On terminology for the description of the hemipenes of squamate reptiles. *Herpetol. J.* **7**: 23–25.
- Schargel, W.E., and Castoe, T.A. 2003. The hemipenes of some snakes of the semifossorial genus *Atractus*, with comments on variation in the genus. *J. Herpetol.* **37**(4): 718–721. doi:10.1670/7-02N.
- Schargel, W.E., Rivas Fuenmayor, G., and Myers, C.W. 2005. An enigmatic new snake from cloud forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus*?). *Am. Mus. Novit.* **3484**: 1–24. doi:10.1206/0003-0082(2005)484[0001:AENSFC]2.0.CO;2.
- Schulte, J.A. 2013. Undersampling taxa will underestimate molecular divergence dates: an example from the South American lizard clade Liolaemini. *Int. J. Evol. Biol.* **2013**: 628467. doi:10.1155/2013/628467. PMID:24222886.
- Schulte, J.A., Macey, J.R., Espinoza, R.E., and Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biol. J. Linn. Soc.* **69**: 75–102. doi:10.1006/bijl.1999.0346.
- Sharp, D., and Muir, F. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **60**(3): 477–642. doi:10.1111/j.1365-2311.1912.tb03107.x.
- Tuxen, S.L. 1970. Taxonomist's glossary of genitalia in insects. E.J. Brill, Leiden, Netherlands.
- Valladares, J.P., Etheridge, R., Schulte, J., Manriquez, G., and Spotorno, A. 2002. Nueva especie de lagartija del norte de Chile, *Liolaemus molinae* (Reptilia: Liolaemidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* **75**: 473–105. doi:10.4067/S0716-078X2002000300002.
- Vega, L.E., Bellagamba, P.J., and Lobo, F. 2008. A new endemic species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the mountain range of Tandilia, Buenos Aires Province, Argentina. *Herpetologica*, **64**(1): 81–91. doi:10.1655/06-062.1.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **240**: 1–168.
- Zaher, H., and Prudente, A. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetol. Rev.* **34**(4): 302–307.
- Ziegler, T., and Böhme, W. 1999. Genital morphology and systematics of two recently described monitor lizards of the *Varanus* (*Euprepisaurus*) indicus group. *Mertensiella*, **11**: 121–128.

# Evolution of the cloacal and genital musculature, and the genitalia morphology in liolaemid lizards (Iguania: Liolaemidae) with remarks on their phylogenetic bearing

Matías Quipildor<sup>1,\*</sup>, Virginia Abdala<sup>2</sup>, Roy Santa Cruz Farfán<sup>3</sup>, Fernando Lobo<sup>1</sup>

**Abstract.** In this study, we describe the intra- and interspecific anatomical variations of cloacal and related muscles of male and female genitalia in species of five iguanian genera (three liolaemid: *Ctenoblepharys*, *Liolaemus*, and *Phymaturus* plus *Diplolaemus leopardinus* and *Tropidurus melanopleurus* as outgroups). We found variations (seventeen characters) in topology, origin and insertion areas, tendon morphology and size of the musculature of this region. We also describe the variations of hemipeneal morphology, which is especially notable for the hemipenis of *C. adspersa*, *D. leopardinus*, and *T. melanopleurus*, as this is first time they are described in the literature. Among the most significant findings are the identification of three new muscles, two of them inserted on the roof of the cloacal chamber (anterior and posterior cloacal retractor) and the third inserted superficially in the floor of the cloaca, just before anterior to the precloacal glands row (superficialis cloacalis retractor). We report sexual dimorphism in seven muscle characters. Musculature related to hemiclitoris is reduced in proportion to its size in comparison to the degree of development of male genitalia and associated musculature. The evolution of characters was traced on the known phylogenetic hypotheses of relationships among families. Characters taken from the cloacal/genital myology bring similar support to the liolaemid tree even rooting the analysis using different outgroups. In addition, a phylogenetic study using only myological characters was performed. In this case, *C. adspersa* was found to be more related to *Liolaemus* species instead of being basal to *Liolaemus* plus *Phymaturus*.

**Keywords:** cloacal, hemiclitoris, hemipene, muscle.

## Introduction

Liolaemidae is a group of iguanian lizards formed by three genera: *Ctenoblepharys*, *Liolaemus*, and *Phymaturus* (Frost and Etheridge, 1989; Etheridge, 1995; Lobo, Espinoza and Quinteros, 2010; Pyron et al., 2013), including 257 species (Abdala and Quinteros, 2014). Morphologically, these lizards have been studied for different reasons, including the search of characters for phylogenetic studies and taxonomic propositions like those involving skeleton (Keller and Krause, 1986; Lobo and Abdala,

2002; Gonzalez Marin and Hernando, 2016) and muscles (Abdala and Moro, 2003; Abdala, Abdala and Tulli, 2006). The musculature studies cited above were focused on cranial myology and limb muscles and in recent research some functional and adaptive subjects were analyzed (Tulli et al., 2009; Bonino et al., 2011). The most significant contribution to the knowledge of cloacal and hemipenial musculature across a diverse squamate lizards sample was Arnold (1984). He described thirty-seven characters associated with cloacal musculature, including seven related to opening and closure of cloaca and eversion/retraction of hemipenes. The main goal of Arnold (op.cit.) was to establish differences among the main lineages of Squamata. His references to species of liolaemids are brief and few, restricted to *Ctenoblepharys adspersa*, *Phymaturus palluma*, and *Liolaemus multiformis* (= *L. signifer*). These observations are focused on differences among families, and the variation within Liolaemidae is not reported.

1 - IBIGEO (Instituto Bio y Geociencias del NOA), CONICET-unas, 9 de Julio 14, Rosario de Lerma, 4405 Salta, Argentina

2 - IBN (Instituto de Biología Neotropical), CONICET-UNT, Horco Molle s/n, Cátedra de Biología General, Facultad de Ciencias Naturales e IML, UNT, San Miguel de Tucumán, 4000 Tucumán, Argentina

3 - Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín, Alcides Carrión s/n, Arequipa, Perú

\*Corresponding author;

e-mail: amquipildor@gmail.com

Comparative studies of squamate cloacal musculature are limited, but there are many descriptions of comparative morphology of hemipenes (Dowling and Savage, 1960; Böhme, 1988; Grazziotin et al., 2012). The morphology of the hemipenes of Liolaemidae has been described for a few species (Ceï, 1986, 1993; Böhme, 1988; Lobo, 2000). Ceï (1986, 1993) published some observations on the hemipenes of *Liolaemus* (indicating fourteen species but without listing voucher materials), he remarked the lack of ornamentation in all species revisited, yet only presenting three species in one of his pictures.

Böhme (1988), in his monograph of the morphology of hemipenes of squamata families, described the hemipenis of *Phymaturus palluma*. Lobo (2000) reported the morphology of eighteen species of *Liolaemus* and *Phymaturus dorsimaculatus* (= *P. cf. palluma*), presenting main differences between both subgenera of *Liolaemus* (*Eulaemus* and *Liolaemus*). Recently, hemiclitores were found in females of *Phymaturus* and *Liolaemus* species (Valdecantos and Lobo, 2015). This was the first report for Liolaemidae, where significant variations in morphology, size and pigmentation were recorded.

The main goals of this paper are: 1) to describe the cloacal musculature of *Liolaemus irregularis* and how it varies among taxa (*Ctenoblepharys adspersa*, *Diplolaemus leopardinus*, *L. austromendocinus*, *Phymaturus palluma*, *P. patagonicus*, *P. laurenti*, and *Tropidurus melanopleurus*) 2) to describe the anatomy of three new muscles not reported before now 3) to analyze the evolutionary history of the different features related to those muscles and genitalia through an optimization of those traits, taking into account the intergeneric and inter-familial relationships proposed most recently in the literature (Gauthier et al., 2012; Morando et al., 2013; Pyron, Burbrink and Wiens, 2013; Reeder et al., 2015; Zheng and Wiens, 2016), and finally 4) to analyze if there is a correlation in the degrees of development of male and female genitalia and their associated mus-

cles. We provide new morphological evidence related to the functional morphology of structures closely related to the reproductive behaviour of all these species (cloacal opening, hemipenes/hemiclitoris motion, caudal autotomy and its effects on the rest of musculature, copula efficiency, etc.).

## Materials and methods

Specimens from the following museum collections (acronyms given in parenthesis) were examined: Museo de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Salta (MCN) and Instituto de Bio y Geociencias del NOA, Salta, Argentina (IBIGEO) and Museo de Universidad de San Agustín, Arequipa, Perú (MUSA). Representatives of *Liolaemus* belonging to both subgenera: *Eulaemus* (*Liolaemus irregularis* MCN: 1885, 1884 males, 1880 female, San Antonio de los Cobres, Salta, Argentina) and *Liolaemus sensu stricto* (*L. austromendocinus*, MCN: 3686, male, Sierra del Nevado, Mendoza, Argentina) were selected. Within *Phymaturus*, we examined *P. palluma* (MCN: 2894 male, 2892 female, Valle Hermoso, Mendoza, Argentina) and *P. laurenti* (IBIGEO: 5179, 5179 male, 5174 female, Antofagasta de la Sierra, Catamarca, Argentina) as members of the *palluma* group and *P. patagonicus* (MCN: 3275, 1251 male, Telsen, Chubut, Argentina) as member of the *patagonicus* group, respectively (Lobo et al., 2010; Lobo, Abdala and Valdecantos, 2012; Morando et al., 2013). In addition, we studied specimens of the monotypic genus *Ctenoblepharys adspersa* (MUSA: 4742, 4613 males, 4612 female, Reserva Nacional San Fernando, Ica, Perú). *Diplolaemus leopardinus* (Leiosauridae) (IBIGEO 5493 male, Primeros Pinos, Neuquén, Argentina) and *Tropidurus melanopleurus* (Tropiduridae) (IBIGEO: 5317, 5463 males, 5329 female, Aguas Blancas, Orán, Salta, Argentina) were studied and considered outgroup for phylogenetic reconstruction and mapping evolution.

Preparations of muscles, tendons, and fascia were made using a lugol staining solution (Bock and Shear, 1972). Musculature was described following the nomenclature of Arnold (1984). The muscles previously undefined in the literature were named according their topological position and function. Dissected specimens were studied using a stereoscopic microscope. Measurements were taken using a digital caliper (0.02 mm of precision) and an ocular micrometer. Hemipenes preparation and terminology follow Dowling and Savage (1960), Ziegler and Böhme (1999), and Zaher and Prudente (2003).

Phylogenetic analyses were performed with the software TNT (Goloboff et al., 2003). Given that our aim was to study the cladistic information provided by the anatomical characters tested, we performed two kinds of analyses. In the first case, we ran a data matrix by building trees using parsimony (TNT, traditional search, with 1000 replications and TBR with 100 trees saved per replication). In the second case, we optimized characters onto the most accepted topology of

the family. The continuous characters (2, 18, 22, 26 and 27) were coded as discrete to facilitate analysis and optimizations, states assigned were following Thiele (1993) and were coded according to their variation in: binary, multistate, and polymorphic.

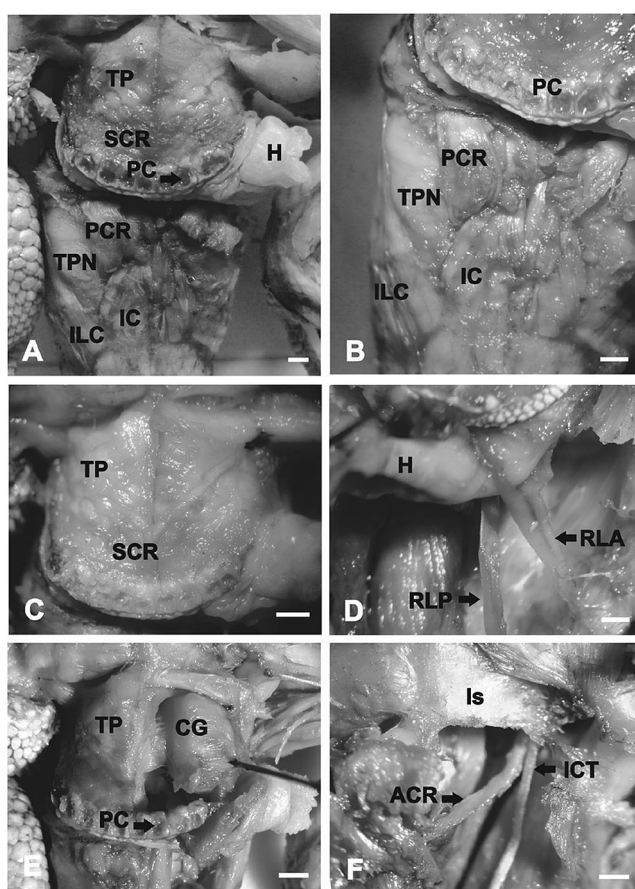
## Results

The following description is a composite made up of muscles, variation and hemipenes of *Liolaemus irregularis*, and later we provide comparisons with the other taxa studied.

### Description of cloacal muscles of *Liolaemus irregularis* (male)

*Transversus perinei* (TP). Its fibers run transversely to the longitudinal axis of the body, fixed to the hypoischium and inserted into the ischial ligament located in the anterior apex of the cloacae (fig. 1A, C).

*Superficialis cloacalis retractor* (SCR). It is located anterior to the cloacal opening; its fibers pass obliquely, with its origin site in the



**Figure 1.** Ventral view of the cloacal region muscles in a male of *Liolaemus irregularis* (MCN 1885). The head of the specimen is located upwards, while the tail is located down. (A) General disposition of the superficial muscles. (B) Post cloacal superficial muscles. See the disposition of the posterior cloacal retractor, partially covering the transversus penis. (C) Pre-cloacal superficial muscles. (D) Anterior and posterior lateral retractor muscles. See the retractor lateral anterior division. (E) Compressor glandulae located dorsal to the transversus perinei (transversus perinei cut off from its position on the left side). (F) Disposition of the anterior cloacal retractor passing dorsal to the cloacal chamber and the origin of the ischiocaudalis tendon (superficial muscles dissected). Abbreviations as follows = H: hemipenis; Is: ischium; IC: ischiocaudalis; ILC: Iliocaudalis; PC: precloacal glands; PCR: posterior cloacal retractor; TP: transversus perinei; TPN: transversus penis; SCR: superficialis cloacalis retractor; CG: compressor glandulae; ACR: anterior cloacal retractor; RLA: retractot lateral anterior; RLP: retractor lateral posterior; ICT: ischiocaudalis tendon. Scale = 0.5 mm.

transversus perinei fascia and its insertion in the floor of the cloacal chamber, anterior to the row of the precloacal glands (fig. 1A, C).

*Sphincter cloacae.* They surround anterior and posterior to the cloacal opening. They can be divided into two sections more or less independent anterior and posterior sphincter.

*Protractor comissurae.* Its muscle fibres run from the lateral extremity of the vent, obliquely outwards and forwards to attach to the ilioischial ligament, posterior to the insertion of the transversus perinei. It is confluent with the sphincter cloacae.

*Iliocaudalis (ILC).* It is a muscle located behind and lateral to the hemipenis and the transversus penis. It runs obliquely, originating at the iliac posterior tip, with fibers attached to the transverse processes of the first to eight caudal vertebrae. Some fibers at that posterior level attach to the lateral fascia of the ischiocaudalis (fig. 1A, B).

*Ischiocaudalis (IC).* This muscle is directed longitudinally with its origin in the external and dorsal margin of the ischium. It has a long tendon that passes dorsal to the cloacal chamber and reaches the chevrons of the third to eight caudal vertebrae (insertion area) (figs 1A, B; 2A, B, C, D).

*Caudifemoralis (CF).* It exhibits two divisions that become separated close to their origin, the caudifemoralis longus and brevis. The former is a massive muscle inserted from the first to the eighth caudal vertebrae, and the latter is smaller and lateral, inserted between the first to the third vertebrae. The origin of the CF is located in the femur close to its articulation with the pelvic girdle. Its tendon projects a ramus that is attached to the tibia, close to the knee (fig. 2A).

*Compressor glandulae (CG).* It is located dorsal to the transversus perinei. Its fibers are semicircularly arranged and transverse to the longitudinal axis of the animal. In the region of

contact with the digestive tract there is a dense fascia. Its fibers, like the transversus perinei, are attached to the hypoischium and to the ischial ligament. It is present only in males, and in its interior is a cloacae gland (fig. 1E).

*Anterior cloacal retractor (ACR).* It is an internal muscle, located ventral to the cloacae. Its fibers run obliquely from the dorsal part between the glenoid cavity and the pubes where it is fixed, to the fascia of the ventral region of the cloacae where it is inserted (fig. 1F).

*Posterior cloacal retractor (PCR).* It is located posterior to the cloacal opening. It is a superficial muscle, and its fibers pass obliquely to the anterior posterior axis of the body covering in part the transversus penis (figs 1A, B; 2A, C, D). This muscle connects a fascia located in the roof of the cloacal chamber with a fascia of the ischiocaudalis muscle.

#### *Description of muscles associated to hemipenes*

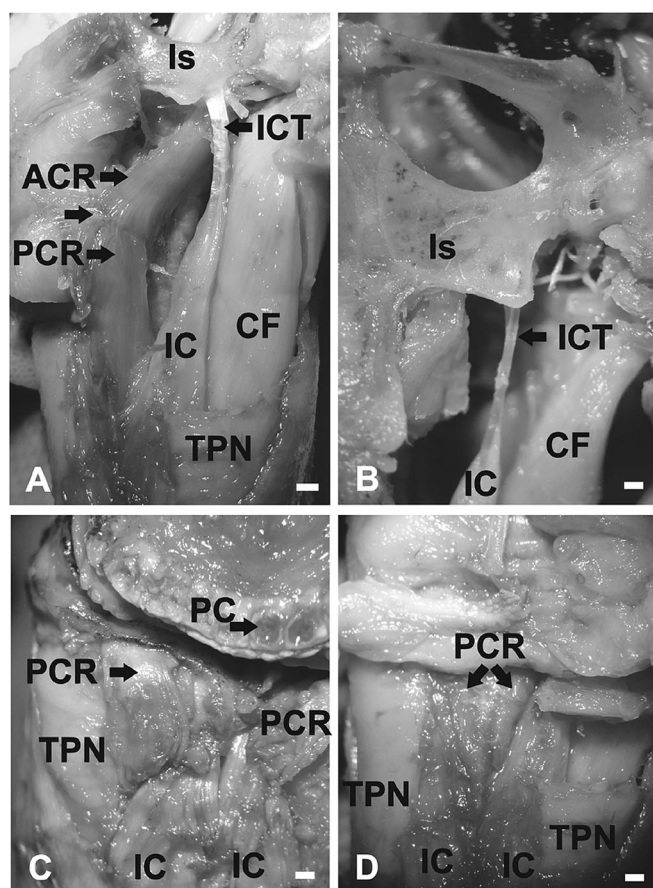
*Transversus penis (TPN).* It is arranged transversally to the hemipenis. Its semicircular fibers are located in the ventrolateral region, to the dorsomedial region. They are fixed to a dense fascia, which has two attachment points: one to the first chevron and another to the body of the sixth caudal vertebra. This muscle longitudinally covers the entire hemipenis and part of the penis magnus retractor (figs 1A, B; 2C, D).

*Retractor lateral anterior (RLA).* The fibers of this muscle run obliquely to be fixed in the transverse process of the fourth caudal vertebra. They insert in the anterior vertex of the cloacae (fig. 1D).

*Retractor lateral posterior (RLP).* Its fibers run obliquely. It is fixed in the transverse process of the sixth caudal vertebra. It has two points of insertion at the base of the hemipenes, one in the ventral region and another in the dorsal region (fig. 1D).

*Retractor penis magnus (RPM).* Its fibers are longitudinally arranged. It is the main muscle





**Figure 2.** The head of the specimen is located upwards, while the tail is located down. (A) Internal muscles in a male of *Tropidurus melanopleurus* (IBIGEO 5317). See the origin of the ischiocaudalis tendon in the lateral margin of the ischium, the common insertion of anterior and posterior cloacal retractors in a fascia dorsal to the cloacal chamber. (B) Internal muscles in the male of *Phymaturus palluma* (MCN 2894). See the dorsal insertion of the ischiocaudalis tendon in the ischial bone. (C) See how the posterior cloacal retractor partially covers the transversus penis. (D) Posterior cloacal retractor located medially to the ischiocaudalis, not in contact or covering the transversus penis. Abbreviations as follows = Is: ischium; H: hemipenis; IC: ischiocaudalis; PC: precloacal glands; PCR: posterior cloacal retractor; TPN: transversus penis; ACR: anterior cloacal retractor; ICT: ischiocaudalis tendon; CF: caudofemoralis. Scale = 0.5 mm.

involved in the retraction of the hemipenes. It attaches to the vertebral bodies of the seventh and eighth caudal vertebrae, and inserts in the apex of hemipenis.

#### *Variations among liolemid taxa and outgroups (muscles)*

In *Ctenoblepharys*, *Liolaemus*, and *Phymaturus* the ischiocaudalis originates in the dorsal side of ischium (fig. 2B), but in *Ctenoblepharys*, this tendon is absent. In *Diplolaemus leopardinus* and *Tropidurus melanopleurus* the IC origin is

in the lateral region of the ischium (fig. 2A). The length of this tendon with respect to the SVL is quite homogeneous in all taxa analyzed with the exception of *L. austromendocinus* (14% of SVL versus 4-7, 5%).

A character shared exclusively by *C. adspersa* and both species of *Liolaemus* is the existence of medial rami of the ischiocaudalis inserted on the roof of the cloacae. The insertion of the ischiocaudalis can reach the seventh vertebra in *L. austromendocinus*, the eighth in *L. irregularis*, the ninth in *C. adspersa* and *P. pal-*

**Table 1.** Insertion of different muscles on caudal vertebrae of eight iguanian species. Abbreviations are the same cited in the text and indicated in figures.

Species	Caudal vertebrae number											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Ctenoblepharys adspersa</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC	ILC CF IC RLA RLP	ILC CF IC RLA RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC	CF		
<i>Liolaemus irregularis</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC RLA	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM				
<i>Liolaemus austromendocinus</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC RLA	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM				
<i>Phymaturus patagonicus</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF RLA RLP	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM		
<i>Phymaturus laurenti</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC RLA	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM		
<i>Phymaturus palluma</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC RLA	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM		
<i>Diplolaemus leopardinus</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC RLA RLP	ILC CF IC RLP	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM	ILC CF IC RPM
<i>Tropidurus melanopleurus</i>	ILC CF	ILC CF	ILC CF	ILC CF IC	ILC CF IC	ILC CF IC	ILC CF IC	ILC CF IC	ILC CF IC	ILC CF IC		

*luma*, and the ninth and tenth in *P. laurenti*. In *P. patagonicus* and *T. melanopleurus*, its insertion reaches the tenth vertebra, while in *D. leopardinus* it reaches the eleventh (table 1).

Variations found of the iliocaudalis are limited to how far back in the tail this muscle can insert. In *L. austromendocinus*, it reaches the seventh caudal vertebra, in *L. irregularis* the eighth, in *C. adspersa* and *P. palluma* the ninth, while in *P. laurenti* the ninth and tenth. In *P. patagonicus* and *T. melanopleurus* the tenth, while in *D. leopardinus* the eleventh (table 1).

The superficialis cloacalis retractor is present only in *L. irregularis* (fig. 1A, C).

The Posterior cloacal retractor muscle is present in all taxa studied with the exception of *C. adspersa*. In both species of *Liolaemus* analyzed, the posterior cloacal retractor superficially covers part of the transversus penis (figs 1B, 2C). In the remaining species, this muscle is restricted to the medial region between both transverses penis (fig. 2D).

The Retractor laterals anterior and posterior are present in all species studied with the exception of *T. melanopleurus*. The origin of the retractor lateral anterior in *P. laurenti* reach the third caudal vertebra, in *L. irregularis* the fourth, in *P. palluma* third and fourth, in *D. leop-*



*ardinus*, *L. austromendocinus*, and *P. patagonicus*, the fifth, in *C. adspersa* the fifth and sixth (table 1). The origin of the retractor lateral posterior in *L. austromendocinus*, *P. palluma*, and *P. patagonicus*, is located in the sixth and seventh caudal vertebra; in *L. irregularis* in the sixth only; In *C. adspersa*, the fifth and sixth. In *D. leopardinus* it is located in four caudal vertebrae: the fifth, sixth, seventh and eight (table 1).

The retractor penis magnus (RPM) originates in different vertebrae for the various taxa analyzed. It reaches backward its most posterior site in the transverse process of the seventh caudal vertebra in *L. irregularis* and *L. austromendocinus*. In *C. adspersa* it originates in the seventh and eight caudal vertebrae. In *P. palluma* and *P. laurenti* it extends, reaching the ninth and tenth caudal vertebrae, while in *P. patagonicus* it goes backward reaching the eleventh. In *T. melanopleurus*, it reaches the tenth, and in *D. leopardinus* the twelfth caudal vertebra. The origin site is in a vertebra of the RPM in *L. austromendocinus*, in *C. adspersa* and *P. laurenti* it is found in the vertebral transverse process, while in *D. leopardinus*, *L. irregularis*, *P. palluma*, *P. patagonicus*, and *T. melanopleurus* its origin is restricted to the vertebral body (table 1).

The transversus penis (TP) fibers pass ventrally and superficially to the hemipenis. Its fibers extend backward, reaching the level of the fourth caudal vertebra in *C. adspersa*. In both species of *Liolaemus*, *P. palluma*, *P. laurenti*, and *T. melanopleurus* it goes beyond the fourth reaching the fifth, while in *P. patagonicus* it reaches the sixth. In *D. leopardinus*, it reaches the eighth vertebrae (table 1).

#### *Muscles and hemiclitoris of Liolaemus irregularis*

There is sexual dimorphism related to the presence or absence of certain muscles, and the degree of development of others. Among the reduced muscles are the retractor hemiclitoris magnus and the transversus hemiclitoris. The

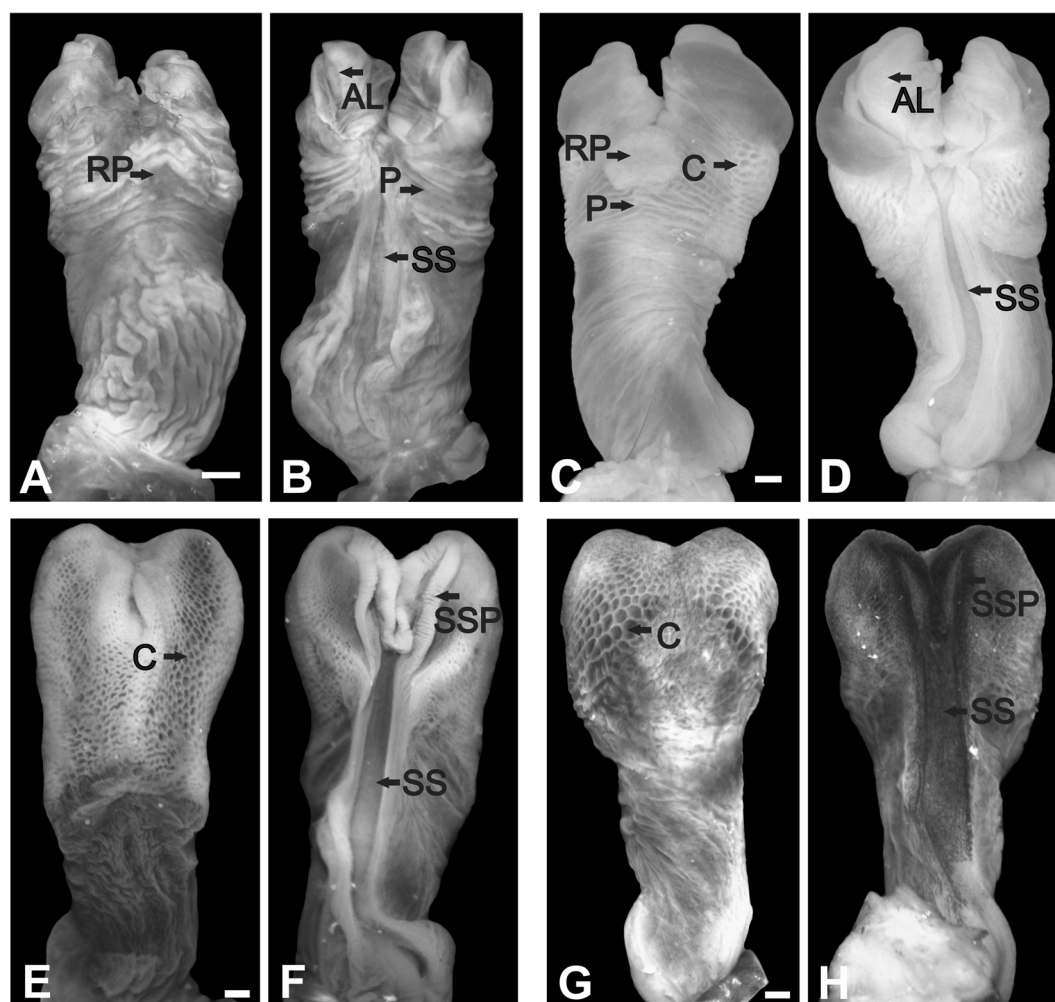
RHM has a different origin than males, in a fascia located between the ischio and iliocaudalis muscles. On the other hand, in males its origin does not include a caudal vertebra. The transversus hemiclitoris exhibits few and thin weakly attached fibers that can be lost easily during the dissection process. The two retractor muscles (RLA and RLP) are also lost, in addition to the compressor glandulae, which is present only in males. In females, both tail muscles, the ilio and ischiocaudalis, are larger than in males (perhaps occupying the free space because of the absence of hemipenes and associated muscles that are well formed in males). In females there are fewer caudal pre-autotomic vertebrae. The general structure of females' hemiclitoris resembles that described for other Squamata species. They are smaller than the hemipenes and exhibit a sulcus spermaticus, without ornamentation.

#### *Hemipenes of Liolaemus irregularis*

In *Liolaemus irregularis* the lobes are ornamented by a fleshy hornlike structure. Both the asulcada and the sulcada faces are ornamented by a few fleshy plicae. The sulcus spermaticus is broad in the proximal region, with both lips thickened in this region (fig. 3A, B).

#### *Variations among liolemid taxa and outgroups (hemipenis)*

The general morphology of species studied here is easy to discriminate. The hemipenis of *C. adspersa* has a simple terminal ending without lobes. The *Phymaturus* species show slightly bilobed hemipenes, and this terminal separation is more evident in *Liolaemus* species (fig. 3). Both *Diplolaemus* and *Tropidurus melanopleurus* show strongly bilobed hemipenes (fig. 4). Hemipenis on its apex surface can exhibit ornamentation, with the exception of *C. adspersa*, which has a smooth surface lacking any structure or particular morphology. Both species of *Liolaemus* show expansions of its surface, similar to valves, while *Phymaturus* species present the lips of the apical region of the spermatic

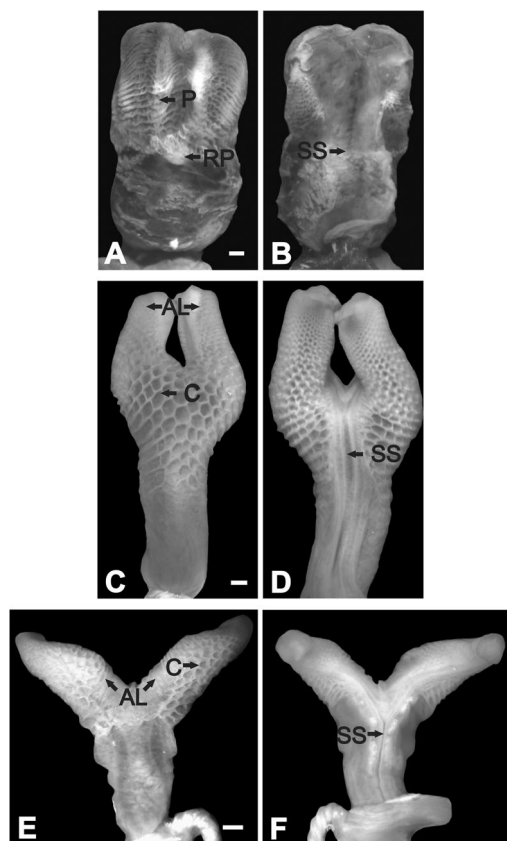


**Figure 3.** (A) Hemipenis asulcate face of *Liolaemus irregularis* (MCN 1884). (B) Hemipenis sulcate face of *L. irregularis*. (C) Asulcate face of *Liolaemus austromendocinus* (MCN 3686). (D) Sulcate face of *L. austromendocinus*. (E) Asulcate view of hemipenis of *P. patagonicus* (MCN 3275). (F) Sulcate face of the hemipenis of *P. patagonicus*. See dark pigmentation of the sulcus spermaticus in this species. (G) Asulcate face of the hemipenis of *P. palluma* (MCN 2894). (H) Sulcate face of the hemipenis of *P. palluma*. The arrow indicates the extended ornamentation in *P. patagonicus*. Abbreviations = C: calices; P: plicae; SS: sulcus spermaticus; AL: apical lobes; RP: round prominence; SSP: sulcus spermaticus plicae. Scale = 0.5 mm.

groove forming plicae. Both outgroups, *D. leopardinus* and *T. melanopleurus*, exhibit calyces in the majority of the surface of the apex. A distinctive round prominence is present in the asulcate side of the hemipenes of *C. adspersa* and in both species of *Liolaemus* (figs 3A, C and 4A), yet which is absent in the other genera.

The hemipenes are completely white, lacking any kind of pigmentation in most species, although only in *Phymaturus palluma* and *P. laurenti* there are some kind of pigmentation.

*Phymaturus palluma* shows dark scarce pigments along the sulcus spermaticus while *P. laurenti* exhibits a more melanistic hemipenis along the sulcus and also all over lobes surfaces (fig. 3H). On the sulcate side, the hemipenis of *C. adspersa* and *P. patagonicus* show no ornamentation (smooth); *L. irregularis* presents plicae, while the rest of species present calyces of different size and extension. The asulcate side *C. adspersa* and *L. irregularis* is ornamentated



**Figure 4.** (A) Asulcate view of hemipenis of *Ctenoblepharys adspersa* (MUSA 4613). (B) Sulcate face of the hemipenis of *C. adspersa*. (C) View asulcate face of hemipenis of *Diplolaemus leopardinus* (IBIGEO 5493). (D) View sulcate face the hemipenis of *D. leopardinus*. (E) View asulcate face of hemipenis of *Tropidurus melanopleurus* (IBIGEO 5317). (F) Sulcate face the hemipenis of *Phymaturus T. melanopleurus*. Scale = 0.5 mm.

with plicae (17 in *C. adspersa* and 7 in *L. irregularis*). The three species of *D. leopardinus*, *Phymaturus*, and *T. melanopleurus* exhibit only calyces. Meanwhile, *L. austromendocinus* shows calyces and plicae. The hemipenes size and proportions are diverse. There is some variation in the length of the hemipenes. Our values are only illustrative because we lack a larger sample to get statistically confident results ( $n = 15$ ). *Diplolaemus leopardinus* exhibits a hemipenis with a 16% of the SVL length, *L. austromendocinus* 10%, *P. patagonicus* and *L. irregularis* 9%, *T. melanopleurus* 8%, *P. palluma* 7% and *C. adspersa* 6%. The hemipenis width at its

half-length with respect to the hemipenis length is larger in *C. adspersa* (48%), *P. patagonicus* (47%) and *L. irregularis* (40%) with respect to the rest of species: *L. austromendocinus* (34%); *P. palluma* (25%), *P. laurenti* (26%); *D. leopardinus* (23%); *Tropidurus melanopleurus* (19%). Distal width of hemipenes at the level of lobes/hemipenis length ratio is as follows: *T. melanopleurus* 75%; *P. patagonicus* 76%; *C. adspersa* 75%; *P. laurenti* 49%; *P. palluma* 47%, *L. austromendocinus* 46%; *L. irregularis* 42%; *D. leopardinus* 25%.

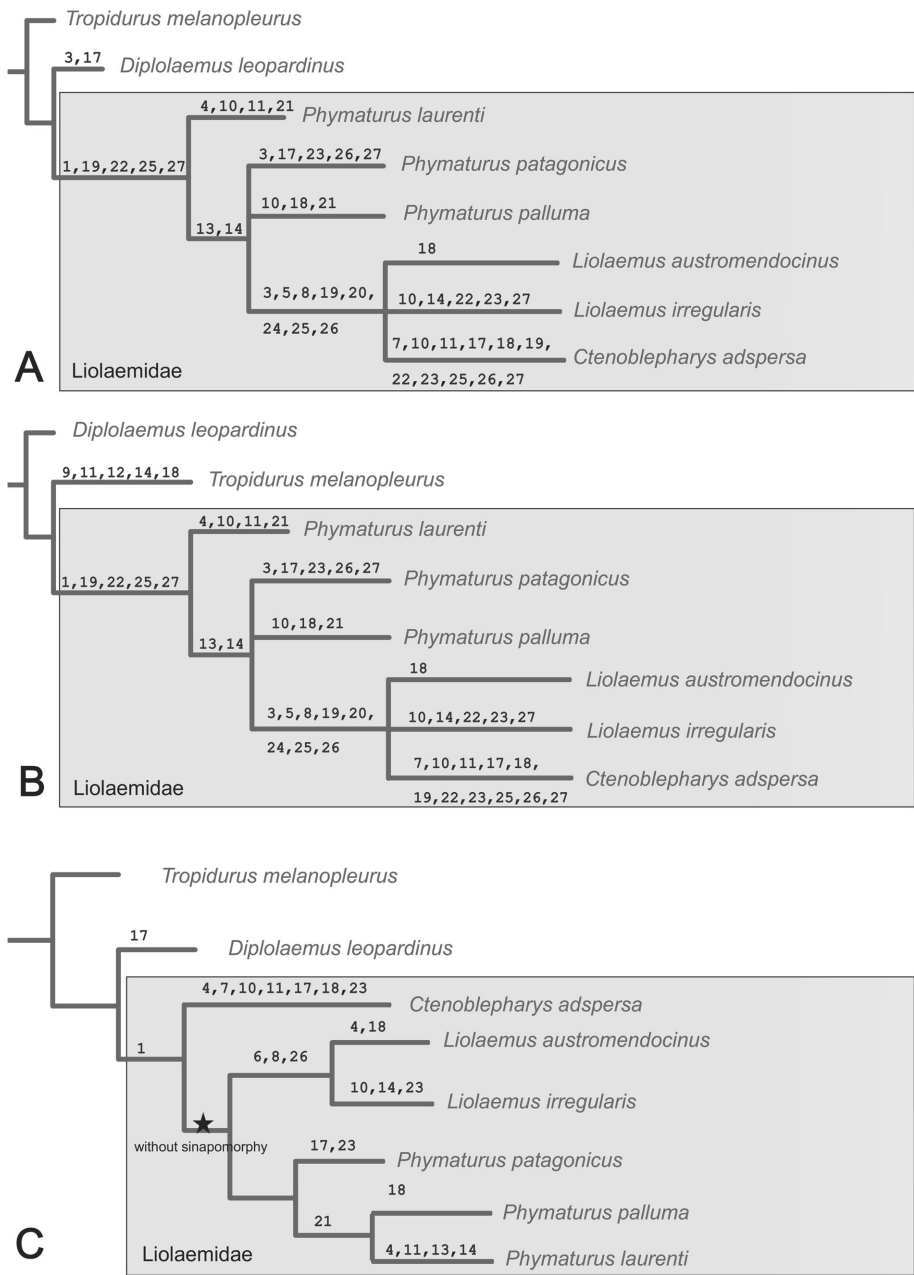
The sulcus spermaticus looks wide and quite conspicuous in *C. adspersa* at a simple examination (20% of hemipenis length), while that of other species ranges between 3-10%.

#### Phylogenetic analyses

In the first case (fig. 5A, B) we run the data matrix building trees using parsimony (TNT). In the second case, we optimized characters onto the most accepted topology of the family (fig. 5C). Character numbers shown in the figure 5 are described in the character list and their corresponding coding in the online Supplementary material (table S1).

**Independent analysis.** Our set of characters was analyzed rooted in *Tropidurus melanopleurus*, recovering four most parsimonious trees (68 steps). Figure 5A shows the strict consensus tree. Liolaemidae is supported by five apomorphies: 1(1), 19(2), 22(1), 25(1), and 27(2). *Ctenoblepharys* and *Liolaemus* were recovered as sister taxa supported by several characters: 3(0, 1), 5(1), 8(1), 19(1), 20(0), 24(0), 25(2) and 26(1). *Phymaturus* was recovered as non-monophyletic. In figure 5B we changed the root of the analysis (now *Diplolaemus leopardinus*). There were no differences with the first analysis.

**Character mapping.** To find out how muscles and genitalia characters fit into the phylogeny of Liolaemidae, the relationships were forced (*Ctenoblepharys* (*Phymaturus* + *Liolaemus*)) (fig. 5C) as was proposed in the molecular



**Figure 5.** Trees obtained from the data set of this work. (A) Consensus tree recovered performing an analysis of the present anatomical data with the *Tropicurus melanopleurus* as outgroup. (B) Consensus tree of the same analysis but rooting the tree with *Diplolaemus leopardinus*. (C) Rebuilt tree with *Ctenoblepharys adspersa* as the basal taxon in the Liolaemidae family following relationships recovered molecular and morphological in previous studies. Numbers on branches (apomorphies) correspond to characters described in the character list (see also table S1).

analyses of Gauthier et al. (2012); Pyron, Burbrink, and Wiens (2013); Morando et al. (2013); Reeder et al. (2015); and Zheng and Wiens, (2016). Liolaemidae is supported by only one character 1(1). There are no apomorphies for the pair of genera *Liolaemus* + *Phymaturus*, or for

the genus *Phymaturus*. *Ctenoblepharys* exhibits several apomorphies: 4(1), 7(1), 10(3), 11(2), 17(0), 18(0) and 23(0).

## Discussion

### *Comparisons with Arnold's study*

Arnold (1984, fig. 4d) described a pattern for tropidurines that consists in a well-developed muscle surrounding the hemipenis 80-90%, due to its poorly developed fascia. In the species studied here, *T. melanopleurus*, the two species of *Liolaemus*, the three of *Phymaturus* and *D. leopardinus* exhibited other condition, where the muscle covers the lateral and ventral side of the hemipenis while the fascia is well extended covering the medial and dorsal sides of the organ. This disposition corresponds to the pattern described by Arnold (1984) in its figure 4b (character 19 of his table 1).

Arnold (1984, fig. 4c) describes the presence of dorsal accessories and ventral sheath muscles located under the transversus penis. He remarked that these structures are present or absent within tropidurines (unfortunately he gave no specific indication about the specimens of *Liolaemus*, *Phymaturus*, and *Tropidurus* examined). These muscle sheaths are absent in all of our studied species.

Arnold (1984) described that lateral retractors can be situated closely between each other at their origins (caudal vertebrae) or fused. In *Ctenoblepharys adspersa*, both lateral retractors originate in the same caudal vertebra, while *Liolaemus* and *Phymaturus* exhibit different areas of attachment (different vertebrae) since the retractor lateralis posterior is attached posterior to the retractor lateralis anterior.

Arnold (1984) indicates, in his table 2, a variation within tropidurines (present or absent) but information of his representative species is lacking and therefore we are not able to make comparisons. We provide the precise sites of the variations in the origin of that muscle among taxa. The origin areas of the retractor lateralis

posterior are also detailed in the present descriptions. We agree with Arnold's (1984) description regarding the origin of the retractor lateralis posterior without forming a tendon. The overall morphology, origins and insertions, size, and proportions of muscles, location, presence/absence, etc. are quite similar to the basic plan described by Arnold for squamate reptiles. Exceptions are due the presence of a couple of muscles not reported by him that we discuss below.

Arnold (1984) describes the ischiocaudalis and the iliocaudalis muscles as pairs of unique muscles, called the ilio-ischiocaudalis. Our observations allow us to discriminate them as independent muscles (in both origins and insertions) in all taxa studied. Ritzman et al. (2012) described this muscle in *Anolis carolinensis* as originating mostly via fleshy fibers from the dorsal aspect of the ischium (such as the species studied here) and inserted in the ventral aspect of the transverse processes. The muscle ischiocaudalis is hypothesized to be a tail flexor when it contracts bilaterally, and a lateral flexor of the tail when it contracts unilaterally (Ritzman et al., 2012). We observed in both species of *Liolaemus*, three species of *Phymaturus*, *T. melanopleurus*, and *D. leopardinus*, that the ischiocaudalis is attached to the ischium by a strong rounded tendon (Haines, 1935; Arnold, 1984) whereas in *Ctenoblepharys adspersa* there is no tendon and the ischiocaudalis muscle has a fleshy insertion into the ischium. These morphological differences can be easily correlated to functional differences, perhaps functioning as spring stores and saving energy (Biewener, 1998). Short-fibered muscles also often transmit force via long tendons, which provide elastic energy savings that may further reduce metabolic cost (Biewener and Gillis, 1999). There is a trade-off however, in that although an increased tendon length favors greater elastic recovery, it constrains the muscle's ability to control changes in length (Biewener and Roberts, 2000). Lack of tendon in *Ctenoblepharys* could thus have relevance in

terms of muscle utilization and energy expenditure (Liebe, Brown, and Trestik, 1992; Fuku-naga et al., 2002).

#### *Previously unreported muscles*

*Posterior cloacal retractor (PCR).* This muscle is present in all species except in *C. aspersa*. It originates in the connective fascia that separates the ischiocaudalis from the transverse penis, in the proximity of the cloacal opening it turns deep, reaching the roof of the cloacal chamber. Its insertion is clearly the roof of the cloaca. In *L. irregularis*, this muscle is superficial in position, quite conspicuous in ventral view (figs 1A, B; 2C) but in other species it is covered partially by the transversus penis and less conspicuous as in *T. melanopleurus* (fig. 2D).

*Anterior cloacal retractor (ACR).* Its origin is located in the pubis, in the margin of the acetabulum, and goes deep, reaching the area of insertion of the posterior retractor cloacalis (PCR) meeting together and separated by a thin sheet of connective tissue (fig. 2A).

*Superficialis cloacalis retractor.* We were only able to find this muscle in *Liolaemus irregularis* (fig. 1A, C) (absent in *L. austromendocinus*, and the three species of *Phymaturus*, *T. melanopleurus*, and *D. leopardinus*). Without studying other species of *Liolaemus* we are not confident in identifying the presence of this particular muscle as an autapomorphy of *L. irregularis* or proposing it as apomorphy of a major clade (i.e. the *boulengeri* group). The disposition of this muscle connecting the posterior fascia of the transversus perinei and the floor of the cloaca under the precloacal glands could help the cloacal opening to facilitate the expulsion of feces and/or the eversion of hemipenis. Some influential motion could be transmitted to the precloacal glands, thus provoking its secretion. However, all these hypotheses should be tested with specific experiments.

Lereboullet (1851) describes two muscles in *Lacerta agilis*: a lateral and a lower dilator, the

first one run along the lateral wall of the cloaca between the ischium and the ventral wall of the cloacae. The lower dilator shows its origin along the cartilaginous hipischium and inserts to the ventral wall of the cloaca (floor). Because these particular arrangements are different from those described above in liolemids, *Diplolaemus*, and *Tropidurus*, we consider that the Lereboullet's muscles are not homologous to our retractor cloacae superficialis and the retractor anterior cloacae.

Haines (1935) described the cloacal muscle in *Iguana* and *Varanus* as a narrow slip, which arises from the inner aspect of the pelvis at the level of the acetabulum and extends back laterally to the cloaca to be inserted on the first haemal spine. Opposite to the cloaca, the fibers are interrupted by an intermediate tendon. This muscle resembles those described here as the retractor cloacal anterior and retractor cloacal posterior, but the latter is not inserted in the haemal spine as described by Haines (1935). In *Liolaemidae*, *Diplolaemus leopardinus*, and *Tropidurus melanopleurus* it is inserted in the fascia of the ischiocaudalis muscle.

#### *Sexual dimorphism in genital and caudal musculature*

Valdecantos and Lobo (2015) described the presence of hemiclitoris in *Liolaemus* and *Phymaturus* females. In this work not only did we corroborate the presence of hemiclitoris in *Liolaemus* and *Phymaturus*, but we also report them for *Ctenoblepharys adpersa*, *Diplolaemus leopardinus* and *Tropidurus melanopleurus*. We have observed that there is a sexual differentiation with respect to the degree of development of the musculature of the cloacal region, as has been mentioned previously (Arnold, 1984; Russell and Bauer, 1992; Barbadillo et al., 1995; Russell, Bergmann, and Barbadillo, 2001; Valdecantos and Lobo, 2015). Additionally, the females present a lower number of pre-autotomic vertebrae in all species (with the exception of *D. leopardinus* and *L.*

*austromendocinus* for which we have no skeletal preparations at this time), a feature already mentioned by Barbadillo et al. (1995) and Russell et al. (2001).

Associated with the beginning of the first caudal (pre-autonomic) vertebrae is the origin of the caudofemoralis muscle (Etheridge, 1967). According to Russell and Bauer (1992), Barbadillo et al. (1995), and Russell et al. (2001), in the autotomic species the origin of the caudofemoralis and the retractor hemipenis magnus muscle usually extend to the last pre-autotomic vertebra, while they are longer in non-autotomic species. Russell and Bauer (1992) worked with species belonging to different families of lizards, and observed that in the autotomic species the origin of the caudofemoralis muscle extends to the last pre-autotomic vertebra, with a correlation between the last non-autotomic vertebra and the most distal insertion of this muscle. They emphasize the importance of this muscle in the locomotion of the animal because autotomy could generally occur posterior to that level. In *Podarcis hispanica*, there is an overlap between the onset of the origin of the caudofemoralis longus muscle and the first autotomic vertebrae (Russell et al., 2001). These authors argue that the muscle does not originate from the bone or periosteum, but from a surrounding septal membrane, which envelops it along with the retractor penis muscle. Consequently, the caudofemoralis longus can be inserted into the new skeleton of cartilage when the tail is regenerated. In the studied species, we find the same correlation as described by Russell and Bauer (1992). In *C. adspersa* females, the autotomic vertebrae begins from the fifth caudal vertebra and their retractor muscle hemipenis magnus and caudofemoralis run until the fourth. In males of *C. adspersa*, these muscles are larger and project backward, reaching the seventh and eighth vertebrae (the autotomic vertebrae start at a more posterior level than in females). In males of *Ctenoblepharys*, the retractor penis magnus reaches the seventh or eighth caudal vertebra just at the level of the autotomic

vertebrae. A similar case was observed in the females of *L. irregularis*, which present caudal autotomy from the sixth caudal vertebrae, while in males from the seventh. Likewise, in males of *P. laurenti* the retractor penis magnus begins from the eleventh caudal vertebra while in females from the ninth. In *C. adspersa*, the ilio-caudalis e ischiocaudalis reach the seventh caudal vertebra.

*Compressor glandulae.* This muscle was reported by Arnold (1984) for *Sphenodon punctatus*. In his Figure 8 it is shown related to an "anal gland" according to Günther (1867) or "scent gland" of Gadow (1887). Arnold (1984) reported both muscle and gland as larger in males than in females. Because he did not mention the variation of the compressor glandulae across Squamata, it is possible that he found it in all taxa studied. Here we found this gland and its associated muscle only present in males of the four genera. But there is a homology uncertainty at this time, because of the many different kinds of glands described for the proctodeum region, such as cloacal glands and paracloacal glands (Sanchez-Martinez et al., 2007) and anal glands for snakes (Gabe and Saint Girons, 1965). Apparently, those cloacal glands were proved to be important in chemical communication, like in *Eumeces* species (Cooper and Vitt, 1984, 1986). The gland with its associated muscle is found here with a lateral-ventral position, close to the corner of the cloacal opening. This gland was histologically described by Valdecantos, Martinez and Labra (2015) for *Liolaemus coeruleus*, *L. irregularis*, and *L. poecilochromus*, although its function remains unknown.

### *Hemipenes*

The morphology of the hemipenis is particular for each studied genus. In *Liolaemus* and *Phymaturus*, it is consistent with the observations made by Lobo (2000). Thus, it is possible to differentiate both subgenera of *Liolaemus* by the presence of calices in the sulcate face in *Liolaemus* sensu stricto that, in some

cases, can be accompanied by plica, while in *Eulaemus* there are exclusively plicae. We agree with Böhme (1988), Lobo (2000) and Valdecantos and Lobo (2015) in that only *Phymaturus*, *Tropidurus*, and *Diplolaemus* present calices in both faces. The presence of pigments in the hemipenes separates the *palluma* clade of the *patagonicus* clade in which the pigmentation is absent (Valdecantos and Lobo, 2015). Pigmentation in the sulcus spermaticus or extended to the surface of the lobes was listed as a character in the recent phylogenetic analysis of the *palluma* group by Lobo et al. (2016).

The presence of calices in the sulcate face of the hemipenis is a plesiomorphic condition for liolemids because it is already found in *Tropidurus* and *Diplolaemus*. The formation of plicae in the same face of the hemipenis is a derived feature that arises in *Liolaemus* and *Ctenoblepharys*. If these genera are sister taxa, the presence of plicae was originated once in the evolution of liolemids. If we consider *Liolaemus* more closely related to *Phymaturus* then two scenarios are possible: plicae originated independently in *Ctenoblepharys* and *Liolaemus*, or it is a plesiomorphy of these two, and the character reverted to its primitive condition in *Phymaturus*, losing plicae and forming calices as in *Diplolaemus* and *Tropidurus*.

#### *Muscle anatomy and the information on relationships of and within Liolaemidae*

The phylogenetic position of Liolaemidae in the family tree of squamate reptiles has changed in the last ten years. Traditionally, Liolemids were found related to tropidurids, and the category of subfamily or even tribe of Tropiduridae was assigned. Now, Leiosauridae and Opluridae are recovered as more closely related taxa to Liolaemidae (Gauthier et al., 2012; Wiens et al., 2012; Pyron et al., 2013; Reeder et al., 2015). To assess the evolutionary change of characters within Liolaemidae we used *T. melanopleurus* and *D. leopardinus* as outgroup. Unfortunately, we were unable to obtain any oplurid

species, and thus it is now an aim of our research in the future. Muscle and genital characters do not support the monophyly (or do so extremely weakly) of Liolaemidae, *Liolaemus* plus *Phymaturus* and the genus *Ctenoblepharys* (see fig. 5C). However, there is contradictory information; the anatomy studied here supports the family monophyly but relates *Ctenoblepharys* to *Liolaemus* and breaks the monophyly of *Phymaturus*. The relationship of *Ctenoblepharys* as sister taxon of *Liolaemus* was recovered by (Frost and Etheridge, 1989, pag. 26, fig. 14). They cited Arnold's character referring to the "fleshy" retractor lateralis posterior insertion. We observed the same muscle morphology and insertion in all genera studied. Here we find several other derived characters shared by these two genera (fig. 5A, B). The recovering of this relationship is not rare because in the past *C. adspersa* was related to other species now considered as *Liolaemus* (Etheridge, 1995). There is a great phenotypic similarity among species once named as *Phrynosaura* or even *Ctenoblepharys* (Etheridge, 1995) that inhabit northern Chilean deserts, not far from the type locality of *C. adspersa*. Current molecular analyses are not decisive since they show a polytomy among the three genera (Schulte, Valladares and Larson, 2003 and Pyron et al., 2013), performing maximum likelihood, found *C. adspersa* as basal. The most informative loci have not been used until now (12S, ND4, Cytb, COI, or even nuclear). From a biogeographic point of view, analyses were made by applying ancestral areas optimization methods that obtained some contradictory results: *C. adspersa* is found in coastal Peru deserts, while the rest of the basal groups of *Phymaturus* and *Liolaemus* inhabit southern South America, the Patagonia region (Díaz Gómez, 2009). Taking all the discussed evidence above into account, we believe further morphological and molecular studies are needed to solve this controversy.

**Acknowledgements.** We thank Roberto Gutierrez and E. López Tejada (Museo de Historia Natural-Universidad



de San Agustín-MUSA) for allowing MQ to study specimens of *C. adspersa* under their care. Thanks to T. Hibbard, A. Gomes Carvalho, A. Laspiur, A. Paz, M. Paz, M. Ruiz Monachesi, D. Slodki, S. Quinteros, and S. Valdecantos for helping us in the field and/or lab. We acknowledge the Provincial Departments of Fauna of Argentina for providing authorization for collecting specimens studied. This study was supported by a doctoral fellowship of CONICET to MQ and grants to FL from CONICET Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas of Argentina (PIP 0303) and CIUNSA Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta, Argentina (CIUNSA 2035). Finally, we thank anonymous reviewers who made important comments of this paper.

## References

- Abdala, C., Quinteros, S. (2014): Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. Cuad. Herpetol. **28** (2): 55-82.
- Abdala, V., Abdala, C., Tulli, M. (2006): Muscular characters in the phylogeny of *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaemidae): a reappraisal. Zootaxa **68** (1205): 55-68.
- Abdala, V., Moro, S. (2003): A cladistic analysis of ten lizard families (Reptilia: Squamata) based on cranial musculature. Russian Journal of Herpetology **10** (1): 53-73.
- Arnold, E.N. (1984): Variation in the cloacal and hemipenial muscles of lizard and its bearing on their relationships. Symp. Zool. Soc. Lond. **52**: 47-85.
- Barbadillo, L.J., Bauwens, D., Barahona, F., Sanchez-Herraz, M. (1995): Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. J. Zool. **236**: 83-93.
- Biewener, A. (1998): Muscle function in vivo: a comparison of muscles used for elastic energy savings versus muscles used to generate mechanical power. Am. Zool. **38**: 703-717.
- Biewener, A., Gillis, G.B. (1999): Dynamics of muscle function during locomotion: accommodating variable conditions. The Journal of experimental biology **202**: 3387-3396.
- Biewener, A., Roberts, T. (2000): Muscle and tendon contributions to force, work, and elastic energy savings: a comparative perspective. Exercise and Sport Science Reviews. The American College of Sports Medicine **28** (3): 99-107.
- Bock, W., Shear, C. (1972): A staining method for Gross dissection of vertebrate muscles. Anat. Anz. **130**: 222-227.
- Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. Bonner Zoologische Monographien **27**: 1-176.
- Bonino, M., Moreno Azocar, D., Tulli, M., Abdala, C., Perotti, M., Cruz, F. (2011): Running in cold weather: morphology, thermal biology, and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology **315**: 495-503.
- Cei, J. (1986): Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monogr., 4. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino, Turin.
- Cei, J. (1993): Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. Monogr., 14. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino, Turin.
- Cooper, W., Vitt, L. (1984): Conspecific odor detection by the male broad headed skink, *Eumeces laticeps*: effects of sex and site of odor source and of male reproductive condition. J. Exp. Zool. **230** (2): 199-209.
- Cooper, W., Vitt, L. (1986): Interspecific odour discrimination by a lizard (*Eumeces laticeps*). Anim. Behav. **34** (2): 367-376.
- Díaz Gómez, J. (2009): Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and Patagonian South America. Zool. Scr. **38**: 1-7.
- Dowling, H., Savage, J. (1960): A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. Zoologica **45**: 17-28.
- Etheridge, R. (1967): Lizard caudal vertebrae. Copeia **4**: 699-721.
- Etheridge, R. (1995): Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the Taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). Am. Mus. Novit. **3142**: 1-34.
- Frost, D.R., Etheridge, R. (1989): A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publication **81**: 1-65.
- Fukunaga, T., Kawakami, Y., Kubo, K., Kanehisa, H. (2002): Muscle and tendon interaction during human movements. Exercise & Sport Sciences Reviews **30** (3): 106-110.
- Gabe, M., Saint-Girons, H. (1965): Contribution à la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermoïdes de la région cloacale chez les lépidosauriens. Mémoires Du Muséum National d'histoire Naturelle, Série A: Zoologie **33**: 151-292.
- Gadow, H. (1887): Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the amniota. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **178**: 5-37.
- Gauthier, J.A., Kearney, M., Maisano, J., Rieppel, O., Behlke, A. (2012): Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History **53**: 3-308.
- Goloboff, P.A., Farris, J., Nixon, K. (2003): TNT: Tree Analysis Using New Technology. Version 1.5 2008. Program and documentation available from the authors and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny).
- González Marín, A., Hernando, A. (2016): Osteología craneal de *Liolaemus azarai* Avila 2003 (Squamata: Liolaemidae): Aportes a la variación morfológica del género. Boletín Sociedad Zoológica de Uruguay **25** (1): 52-60.

- Grazziotin, F., Zaher, H., Murphy, R., Scrocchi, G., Benavides, M., Zhang, Y., Bonatto, S. (2012): Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* **1**: 1-23.
- Günther, A. (1867): Contribution to the Anatomy of Hatteria (*Rhynchocephalus*, Owen). *Philos. Trans. R. Soc. London* **157**: 595-629.
- Haines, W. (1935): Some muscular changes in the tail and thigh of reptiles and mammals. *J. Morphol.* **58** (2): 355-383.
- Keller, C., Krause, L. (1986): The appendicular skeleton of *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885 (Sauria, Iguanidae). *Rev. Bras. Biol.* **46** (4): 727-740.
- Lereboullet, D. (1851): Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés.
- Lieber, R., Brown, C., Treistik, C. (1992): Model of muscle-tendon interaction during frog semitendinosus fixed-end contractions. *Journal of Biomechanics* **25** (4): 421-428.
- Lobo, F. (2000): La ornamentación de los hemipenes en *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae). *Cuad. Herpetol.* **14** (2): 145-151.
- Lobo, F., Abdala, C. (2002): La información cladística de un set de datos morfológicos en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuad. Herpetol.* **16** (2): 137-150.
- Lobo, F., Espinoza, R., Quinteros, S. (2010): A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* **2549**: 1-10.
- Lobo, F., Abdala, C., Valdecantos, V. (2012): Morphological diversity and phylogenetic relationships within a south-american clade of iguanian lizards (Liolaemidae: Phymaturus). *Zootaxa* **3315**: 1-41.
- Lobo, F., Barrasso, D., Hibbard, T., Basso, N. (2016): On the evolution and diversification of an Andean clade of reptiles: combining morphology and DNA sequences of the *palluma* group (Liolaemidae: Phymaturus). *J. Linn. Soc. London, Zool.* **176** (3): 648-673.
- Morando, M., Avila, L., Pérez, C., Hawkins, M., Sites, J., Jr. (2013): A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* **66** (3): 694-714.
- Pyron, R., Burbrink, F., Wiens, J. (2013): A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* **13**: 1-93.
- Reeder, T.W., Townsend, T., Mulcahy, D., Noonan, B., Wood, P., Sites, J., Wiens, J. (2015): Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. *PLoS ONE* **10** (3): 1-22.
- Ritzman, T., Strok, L., Julik, E., Hutchins, E., Lasku, E., Denardo, D., Wilson-Rawls, J., Rawls, J., Kusumi, K., Fisher, R. (2012): The Gross anatomy of the original and regenerated tail in the green anole (*Anolis carolinensis*). *Anat. Rec.* **295**: 1596-1608.
- Russell, A., Bauer, A.M. (1992): The m. caudifemoralis longus and its relationship to caudal autotomy and locomotion in lizards (Reptilia: Sauria). *J. Zool.* **227**: 127-143.
- Russell, A., Bergmann, P., Barbadillo, L. (2001): Maximal caudal autotomy in *Podarcis hispanica* (Lacertidae): the caudofemoralis muscle is not sundered. *Copeia* **1**: 154-163.
- Sanchez-Martinez, P., Ramirez-Pinilla, M., Miranda-Esquivel, D. (2007): Comparative histology of the vaginal-cloacal region in Squamata and its phylogenetic implications. *Acta Zoologica* **88** (4): 289-307.
- Schulte, J., Valladares, J., Larson, A. (2003): Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* **59** (3): 399-419.
- Thiele, K. (1993): The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* **9**: 275-304.
- Tulli, M., Cruz, F., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Abdala, V. (2009): The interplay between claw morphology and microhabitat use in Neotropical iguanian lizards. *Zoology* **112** (5): 379-392.
- Valdecantos, S., Lobo, F. (2015): First report of hemicitores in females of South American liolaemid lizards. *J. Herpetol.* **49** (2): 291-294.
- Valdecantos, S., Martinez, V., Labra, A. (2015): Description of a proctodeal gland present in three South American *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae). *Salamandra* **51** (2): 182-186.
- Wiens, J.J., Hutter, C.R., Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Townsend, T.M., Sites, J.W., Reeder, T.W. (2012): Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biol. Lett.* **8**: 1043-1046.
- Zaher, H., Prudente, A. (2003): Hemipenes of *Siphophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to dowing. *Herpetological Review* **34** (4): 302-307.
- Zheng, Y., Wiens, J. (2016): Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Mol. Phylogenet. Evol.* **94**: 537-547.
- Ziegler, T., Böhme, W. (1999): Genital morphology and systematics of two recently described monitor lizards of the varanus (*Euprepiosaurus*) indicus group. *Mertensiella* **11**: 121-128.

Submitted: April 17, 2017. Final revision received: October 30, 2017. Accepted: October 30, 2017.

Associate Editor: Roberto Sacchi.



